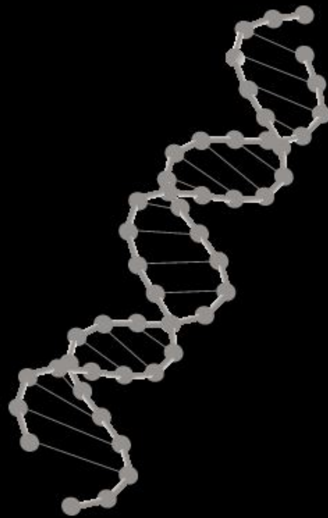
Thomas | Lefèvre | Raymond

Biologie évolutive

2e édition







de boeck supérieur



VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Biologie évolutive

2e édition

Chez le même éditeur

CAIN, Découvrir la biologie

GAUTHIER-CLERC et THOMAS, Écologie de la santé et biodiversité

GUEGAN, CHOISY, Introduction à l'épidémiologie intégrative des maladies infectieuses et parasitaires

MARSHAK, Terre, portrait d'une planète, 2e éd.

RAVEN, JOHNSON, MASON, LOSOS, SINGER, Biologie, 3e éd.

RAVEN, EVERT, EICHHORN, Biologie végétale, 3e éd.

RAVEN, BERG, HASSENZAHL, Environnement

RAYMOND, THOMAS, Santé, médecine et sciences de l'évolution : une introduction

THOMAS, GUEGAN, RENAUD, Écologie et évolution des systèmes parasités

VILLECOQ, ROCHE, PRUGNOLLE, RENAUD, THOMAS, Les maladies infectieuses

Sous la direction de
Frédéric Thomas | Thierry Lefèvre | Michel Raymond

Biologie
évolutive

2e édition

IRD
Institut de recherche
pour le développement

de boeck
supérieur

cnrs

Illustration de couverture : Laurence MESLIN-CNRS 2015, **« Hommage à Banksy – There is always hope »**

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web :

www.deboecksuperieur.com

© De Boeck Supérieur s.a., 2016
Rue du Bosquet, 7, B-1348 Louvain-la-Neuve

Tous droits réservés pour tous pays.
Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme ou de quelque manière que ce soit.

Imprimé en Italie par «La Tipografica Varese S.p.A.», Varese

Dépôt légal : 2016/13647/091
Bibliothèque nationale, Paris : avril 2016
Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles
ISBN : 978-2-8073-0296-9

Table des matières

Préface VII

Avant-propos XIX

Introduction XXI

1 **Origine et histoire de la vie** 1
Sous la direction de : Purificación LÓPEZ-GARCÍA et David MOREIRA

2 **Évolution moléculaire** 55
Sous la direction de : Nicolas GALTIER & Laurent DURET

3 **L'évolution du sexe : un carrefour pour la biologie évolutive** 121
Thomas LENORMAND, Denis ROZE, Pierre-Olivier CHEPTOU & Sandrine MAURICE

4 **La spéciation** 165
Sous la direction de : Virginie RAVIGNÉ

5 **Phylogénie moléculaire** 211
Sous la direction de : Emmanuel J.P. DOUZERY

6 **Biogéographie** 273
Jacques BLONDEL

7 **La sélection sexuelle** 303
Frank CÉZILLY & Dominique ALLAINÉ

8 **Évolution et typologie des régimes d'appariement** 341
Dominique ALLAINÉ & Frank CÉZILLY

9 **Évolution des traits d'histoire de vie** 373
Yannis MICHALAKIS, Anne CHARMANTIER, Jean-Michel GAILLARD, Gabriele SORCI, Thomas TULLY & Ophélie RONCE

10 **Évolution et développement** 423
Patrice DAVID & Marie-Laure PARMENTIER

11 **La plasticité phénotypique** 451
Sous la direction de : Jean CLOBERT & Barry SINERVO

12 **Les contraintes** 491
Sous la direction de : Paul ALIBERT

13 **Écologie comportementale : une approche évolutive du comportement** 513
Thierry BOULINIER, Anne Charmantier, Blandine Doligez, Claire Doutrelant, Guila Ganem, Arnaud Grégoire, Albertine Leitão & Thibaud MONNIN

14 **Évolution des interactions entre espèces** 555
Sous la direction générale de : Thierry LEFÈVRE, François RENAUD, Marc-André SELOSSE & Frédéric THOMAS

15 **Valeur sélective : définitions, enjeux et mesures** 655
Thomas LENORMAND, Nicolas RODE, Luis-Miguel CHEVIN, François ROUSSET

16 **Formalisations mathématiques de l'évolution biologique** 677
Jean-Baptiste FERDY, Patrice DAVID & François ROUSSET

17 **Génétique et évolution des populations et des métapopulations** 709
Isabelle OLIVIERI, Renaud VITALIS & Pierre Henri GOUYON

18 **Statistiques pour la biologie évolutive** 739
Jean-Dominique LEBRETON, Étienne KLEIN, Olivier GIMENEZ & François ROUSSET

19 **Évolution expérimentale** 755
Référents : Xavier REBOUD & Delphine SICARD

20 **Biologie évolutive humaine** 791
Sous la direction de : Charlotte FAURIE & Michel RAYMOND

21 **Évolution induite par les activités anthropiques** 845
Sous la direction de : Louis BERNATCHEZ

22 **Applications de la biologie évolutive** 899
Sous la direction de : Michel RAYMOND & Bernard GODELLE

23 **L'évolution et la génétique face à la société** 939
Pierre-Henri GOUYON & Jacques ARNOULD

Glossaire 949

Index 961

Préface

Dans la préface de l'ouvrage *Evolution* qu'ils publièrent il y a plus de trente ans, Theodosius Dobzhansky, Francisco J. Ayala, George L. Stebbins et James W. Valentine (1977) écrivaient que « *The constant expansion of the evolutionary paradigm has reached the point that no one author can feel competent to deal with all its aspects* ». Puis ils ajoutaient quelques lignes plus loin : « *Perhaps it is the last time that a reasonably comprehensive account of the theory of evolution can be encompassed in a single volume* ».

Ce livre leur répond : oui, il est (encore) possible de lier en une seule gerbe le foisonnement des connaissances acquises au cours des trente dernières années sur l'évolution biologique ; non une telle entreprise ne peut être embrassée par un seul auteur. Oserai-je ajouter, sans forcer exagérément le trait, que même des Français peuvent le faire. En effet, pour des raisons historiques liées à la manière dont la recherche et l'enseignement de la biologie étaient considérés par l'Université Française jusqu'au début des années 1960, l'écologie et l'évolution furent longtemps à peu près totalement ignorées des instances de programmation des cursus universitaires et de la plupart des laboratoires de recherche. On pouvait encore, à la fin des années 1950 — j'en ai fait personnellement l'expérience — « subir » tout un cours d'anatomie comparée des vertébrés sans entendre une seule fois prononcer le mot évolution ! La communauté francophone en a longtemps payé le prix, s'exposant à de cinglants commentaires tels, parmi bien d'autres, celui d'Ernst Mayr : « *France is the only major scientific nation that did not contribute significantly to the evolutionary synthesis… where neo-Lamarckian ideas have flourished almost up to the present* » (Mayr et Provine 1980), ou de Michael Ruse « *There is a dreadful story of the French, intellectual dinosaurs and proud of it. Even in 1974 Ernst Boesiger could write that about 95 percent of all French biologists were more or less against Darwin. Does one laugh or cry ?* » (Ruse 1981). Et Jacques Monod d'écrire dans *Le Hasard et la Nécessité* (1970) qu'en son temps, il était inconcevable d'obtenir le baccalauréat de philosophie si l'on ne s'était pénétré de *L'Évolution Créatrice* de Bergson[1]. Ces propos décapants tenus au début des années 1980 étaient assurément exagérés comme le prouve la publication dès les années 1970, et sans même parler des vigoureuses prises de position de Cuénot en faveur de l'évolution en 1951, d'un florilège de bons ouvrages sur l'évolution (plus d'une quinzaine), dont certains très récents, et les contributions majeures de nos prix Nobel comme Jacques Monod, André Lwoff ou François Jacob pour ne citer qu'eux. Mais ces commentaires témoignaient de ce que les Français, qui, pour la plupart, se tenaient éloignés de la mouvance anglo-saxonne et pratiquaient peu l'anglais, étaient de très mauvais commerçants d'idées et que de plus leur approche de l'évolution ne bénéficiait pas des concepts et méthodologies modernes, étant davantage axée sur la génétique formelle que sur les processus évolutifs tels qu'on les aborde aujourd'hui sur les populations naturelles. La biologie de l'évolution fut longtemps considérée avec quelque condescendance, pour ne pas dire plus, par des champs disciplinaires que leurs praticiens jugeaient plus nobles. Il a fallu le courage et la persévérance de quelques pionniers lisant régulièrement l'anglais (chose peu commune à l'époque) pour que certaines personnalités, notamment le tout puissant Professeur Pierre-Paul Grassé, qui avait d'ailleurs une idée assez étrange de l'évolution bien qu'il commit en 1973 un ouvrage intitulé *L'Évolution du Vivant*, consentent à considérer l'évolution et l'écologie comme des disciplines respectables et se décident à créer dans les années 1960 au CNRS les tout premiers postes relevant de ces disciplines. Hommage leur soit rendu.

La lecture des différents chapitres de ce livre donnera une idée du chemin parcouru et de la multiplicité des thèmes qui se rapportent à l'évolution tels qu'on peut les décliner à travers cette brassée de questions posées en vrac :

Pourquoi chez de nombreuses espèces de tortues le sexe est-il déterminé par la température et reste irréversible, tandis que certaines espèces de poissons ou de crustacés sont d'abord femelles avant de devenir mâles (protogynie) ou l'inverse (protandrie) ? Pourquoi les gnous ou les rennes qui ont à parcourir des milliers de kilomètres chaque année pour rallier leurs territoires saisonniers de gagnage n'ont-ils pas acquis des ailes qui leur feraient économiser un temps précieux puisque d'autres mammifères comme les chauves-souris y sont bien arrivés ? Saviez vous que les crabes des neiges et les crabes royaux que vous trouvez côte-à-côte parmi les fruits de mer que vous vous apprêtez à déguster appartiennent à deux groupes totalement différents que 360 millions

[1]. Cet ouvrage célèbre (publié en 1906 aux Presses Universitaires de France et qui connut plusieurs dizains de ré-éditions) est une métaphysique de la Création qui entend apporter à la biologie de l'évolution une dimension philosophique fondée sur l'élan vital. Ce « vitalisme » est une impulsion de la vie d'essence spirituelle qui « soulève » la matière et l'organise en inventant des formes de complexité croissante pour finalement aboutir à ce couronnement qu'est l'apparition de la conscience puis de l'intelligence humaines.

d'années d'histoire évolutive séparent ? Comment faire pour qu'une vache produise plus de 8 000 litres de lait par an ? Pourquoi les mâles de certaines espèces ont-ils développé des ornements si extravagants qu'ils en deviennent handicapants ? Pourquoi certains organismes ne produisent qu'une mutation pour un milliard de bases répliquées alors que d'autres en produisent une pour mille ? De qui sommes-nous les plus proches, de la grenouille ou de la carpe ? Pourquoi certains parasites peuvent-ils être si virulents qu'ils déciment leurs hôtes alors qu'a priori leur intérêt serait d'en prendre le plus grand soin pour les conserver le plus longtemps possible comme garde-manger ? Pourquoi une mésange bleue n'élève-t-elle que six jeunes en Corse alors qu'elle en produit une douzaine en Angleterre ? Pourquoi la longueur des spermatozoïdes n'est que de 0,36 mm chez la drosophile *Drosophila pseudoobscura* alors qu'elle atteint plus de 57 mm chez *D. bifurca* ? Pourquoi les petites filles préfèrent-elles jouer avec des poupées et les petits garçons avec des camions ? Pourquoi les mamelles fonctionnelles sont-elles si rares chez les mâles de mammifères que seules deux espèces de chauves-souris sont connues pour en avoir ? Pourquoi 10 % seulement de certaines populations humaines d'Afrique ou d'Asie sont capables de digérer le lait contre 90 % des habitants du Nord de l'Europe ? Quand le mâle de moineau domestique fait la cour en exhibant haut et fort sa bavette noire, le signal qu'il émet est-il honnête ou trompe-t-il son concurrent sur ses propres qualités ? Pourquoi, chez les groupes comprenant à la fois des espèces libres et des espèces parasites, ces dernières sont presque toujours plus grandes malgré les contraintes d'espace qu'elles doivent affronter ? Pourquoi des plantes appétentes pour des herbivores se signalent-elles par des composés volatils attractifs au lieu de rester aussi discrètes que possible ? Pourquoi les albatros, ne pondent-ils qu'un œuf par saison de reproduction et sautent souvent une année alors que certains organismes engendrent plusieurs milliers de descendants à chaque événement de reproduction ? Pourquoi les flamants roses divorcent-ils tous les ans alors que les couples de grands-ducs restent fidèles toute leur vie ? Pourquoi trouve-t-on dans un même genre, des plantes qui bouclent leur cycle en quelque mois alors que d'autres vivent plusieurs millénaires et produisent des graines tous les ans ? Pourquoi la ménopause est-elle si précoce chez les femmes, abolissant leur fécondité bien avant le terme normal de leur vie ? Pourquoi existe-t-il encore des gens de bonne foi qui rechignent à croire à l'évolution ? À tous ces pourquoi et comment — et il y en aurait mille autres depuis la variabilité des comportements chromosomiques jusqu'à des questions philosophiques relevant d'approches épistémologiques et ontologiques — vous trouverez l'explication, ou des tentatives d'explication, voire des aveux d'ignorance, dans les différents chapitres de ce livre.

En écho à cette multiplicité de questions répond la diversité des façons de construire un livre sur l'évolution. Comme l'écrivaient récemment Patrice David et Sarah Samadi (2000), on peut développer une approche holistique (type génétique quantitative) plutôt que réductionniste (type génétique du développement). On peut partir des processus qui se déroulent à l'échelle moléculaire pour déboucher, par étapes successives, sur le déroulement du grand film de la vie ou faire l'inverse, partant des grands épisodes de construction des principaux plans d'organisation pour finir sur les aspects techniques de la compréhension des processus moléculaires. Peu importe que l'on passe du « macro » au « micro » ou l'inverse, l'essentiel est d'offrir une perspective cohérente et intelligible du processus évolutif. Plusieurs points forts me semblent révélateurs de l'état des lieux sur l'étude de l'évolution tel que ce livre le restitue.

1. Le premier se réfère à l'échelle macroscopique du grand récit de la vie. L'un des aspects les plus étonnants de cette histoire est l'irrégularité dans le tempo des grands épisodes de radiation. Telle par exemple cette quasi-simultanéité de l'apparition des principaux plans d'organisation lors de la « radiation cambrienne », amorcée dans les fameux schistes de Burgess qui suivent de peu la faune précambrienne pour le moins étrange d'Ediacara. Déjà au Cambrien, l'architecture générale des bilatériens actuels (arthropodes, cordés, échinodermes) est dessinée, épisode d'intense innovation évolutive suivi d'une stase de plus de 500 millions d'années. À d'autres échelles de temps et de bouleversements, un bourgeonnement peut-être aussi spectaculaire mais sans doute plus facile à expliquer fut le fameux passage de la « frontière K/T » (Crétacé/Tertiaire), qui vit en moins de dix millions d'années l'émergence de la plupart des ordres, voire des familles actuels d'oiseaux et de mammifères. De tels épisodes apparemment inattendus conduisent à cette fameuse théorie des « monstres prometteurs » de Goldschmidt qui inspira Stephen J. Gould et Niles Eldredge dans l'élaboration de leur théorie des équilibres ponctués qui, battant en brèche l'interprétation classique gradualiste des séries fossiles, déclencha l'un des plus houleux débats — aujourd'hui apaisé — de la biologie évolutive. La macroévolution n'est pas simplement de la microévolution extrapolée sur le long terme affirmaient Gould et Eldredge en s'appuyant sur la théorie de canalisation et d'assimilation génétique de Conrad Waddington qui explique comment des réponses phénotypiques à des événements environnementaux peuvent s'inscrire dans le génome. Et pourtant, loin de là l'idée d'opposer macro- et micro-évolution. Le processus évolutif se construit partout et toujours selon les mêmes mécanismes, la distinction que l'on fait parfois entre ces deux visions de l'évolution n'étant qu'une question d'échelle de temps et de perception des processus.

2. Un deuxième point concerne l'une des pierres angulaires de la pensée évolutive, les processus de spéciation. Monnaie de diversité biologique unanimement utilisée bien que discutée et discutable, on ne sera pas étonné de voir que l'espèce demeure une cible privilégiée de réflexion dont les mécanismes d'apparition restent l'un des points chauds de la biologie évolutive. Preuve en est qu'après 250 ans d'inventaire et de pratique taxinomique, un regain d'activité répond aux attentes de sociétés inquiètes de l'érosion de la biodiversité. Avec quelque 13 000 espèces seulement décrites par an alors que des millions disparaîtront avant même d'avoir été découvertes, ce qui soulève d'ailleurs la question fortement controversée de l'opportunité du recours au système de type « barcode of life » qui relie la taxinomie à la génétique, les mises au point que fait ce livre sur le tempo et les modes de spéciation sont particulièrement bienvenues. Les apports

méthodologiques majeurs tels celui de Hennig sur les critères phylogénétiques de l'espèce, ou encore les critères « généalogiques » qui combinent les critères phylogénétique et biologique donnent une idée du chemin parcouru. Quant à l'isolement reproducteur lui-même, on trouvera dans ces pages le point de nos connaissances sur les barrières aux flux de gènes explorées par la biologie expérimentale, la biologie moléculaire, la parasitologie, l'immunologie et l'écologie comportementale, sans oublier que la génomique devrait permettre d'accéder aux bases génétiques de l'isolement reproducteur le long des zones hybrides. Une place importante est logiquement réservée aux remaniements chromosomiques tels qu'inversions, translocations, fusions/fissions centriques, ainsi qu'à l'hypothèse de spéciation par renforcement proposée par Dobzhansky dans les années 1950 et qui a récemment reçu un soutien théorique dans le cadre de la sélection sexuelle. Un exemple est celui du rôle majeur que pourrait avoir joué ce mécanisme dans la spéciation de ces spectaculaires « essaims d'espèces » (*species flocks*) que représentent les quelque 2000 espèces de poissons cichlidés des grands lacs africains.

Après avoir labouré et cultivé tous ces champs de la connaissance sur les modalités de la différenciation des taxons, reste à savoir comment faire le lien entre ces mécanismes et les scénarios de spéciation ? On verra que ce thème reste un champ de recherche très actif, objet de nombreux débats tant peut être floue la frontière entre espèces, ce qu'avait déjà souligné Darwin, lui qui n'a jamais défini le mot, ce qui est symptomatique de l'idée qu'il s'en faisait. Bien que le modèle le plus courant de spéciation soit le modèle allopatrique dont Mayr se fit le champion, il n'exclut en rien d'autres modèles comme viennent récemment de le montrer plusieurs études de cas chez des poissons, palmiers et parasites. Il reste que l'espèce est à l'évolution ce que la niche est à l'écologie : un serpent de mer, et qu'élucider le processus de spéciation demeure l'un des grands défis de la biologie évolutive. Au point que pour construire une théorie synthétique de la spéciation, il faut penser différemment les processus fondamentaux qui sont au cœur de la divergence évolutive et faire une distinction entre les critères de délimitation de l'espèce qui comportent nécessairement une part d'arbitraire, les processus qui conduisent à cette délimitation et le concept même d'espèce.

3. Un troisième point qui se situe dans le prolongement logique des deux premiers concerne les phylogénies, cet art de modéliser l'histoire évolutive des organismes, dont la pensée s'enracine dans les célèbres arbres évolutifs dessinés par Darwin puis par Haeckel. Comment organiser logiquement la vertigineuse diversité des espèces, actuelles et passées, en construisant une systématique naturelle qui rende compte non seulement du cours historique de leur descendance mais aussi de la direction et du sens des transformations qui font d'elles, non pas ces entités discrètes auxquelles on s'est trop accoutumé, mais des pâtes molles en perpétuel devenir ? Bref comment établir des phylogénies robustes dotées d'un fort pouvoir prédictif, que ces dernières soient construites sous formes d'arbres ou dendrogrammes ou de réseaux dont les formes et les orientations ont des significations particulières. On trouvera dans ce livre de belles pages sur cet immense sujet qu'est la science des classifications, ou systématique, aujourd'hui construit dans un cadre phylogénétique rigoureux dont les fondements ont été établis dans les années 1960 par Willi Hennig, concepteur de la cladistique. L'objectif est d'établir les relations de parenté entre espèces sur la base des co-occurrences d'états dérivés de caractères parmi les états de ces caractères dont l'origine évolutive est identique (caractères homologues), ce qu'on appelle des synapomorphies. Alors que les caractères utilisés par Hennig pour construire ses phylogénies étaient essentiellement anatomo-morphologiques, le développement de la biologie moléculaire assisté par la puissance de l'outil informatique a conféré aux caractères moléculaires — séquences d'ADN, d'ARN et protéines — un rôle décisif dans la mesure des taux de diversification et des proximités phylogénétiques. On touchera du doigt la difficulté des problèmes soulevés, qui donnent une idée de la complexité de la réalité mais aussi de l'intérêt passionné qu'elle suscite, qu'il s'agisse des méthodes d'inférence phylogénétiques, des procédures d'enracinement des arbres phylogénétiques au moyen de groupes externes, ou de la construction des arbres les plus parcimonieux, sachant que lorsque le jeu de données atteint une dizaine de taxons, il existe plus de 34 millions de topologies dichotomiques différentes ! Le lecteur non initié sera sans doute surpris par le niveau de technicité des concepts et des objets de recherche en phylogénétique, ce dont témoigne un vocabulaire spécialisé qui nécessite de solides connaissances de base. Mais il les trouvera dans ces pages, tout comme l'émergence de ces nouvelles disciplines que sont la phylogénomique, les développements récents de la phylogéographie qui se situe à la croisée des chemins entre l'histoire évolutive des populations et leur répartition spatiale, ou encore ces machines à remonter le temps que sont les horloges moléculaires. Ces dernières sont un outil précieux pour estimer les âges d'apparition et de diversification des espèces, nonobstant les désaccords entre âges paléontologiques et âges moléculaires. Tout cet arsenal de méthodes qui s'est récemment enrichi de nouvelles procédures statistiques telles que les techniques de bootstrap et de méthodes Bayésiennes apporte une puissante contribution à la modélisation des phylogénies, permettant même de retrouver par inférence des espèces survivantes appartenant à des familles que l'on croyait éteintes depuis des millions d'années mais qu'un « effet Lazare » fait ressusciter ! Bref, le lecteur sera fasciné par l'effervescence intellectuelle qui anime ce champ de la recherche en biologie évolutive.

4. Un quatrième point qui apportera beaucoup de satisfactions au lecteur aborde le vécu des organismes au jour le jour dans un monde par nature hétérogène et changeant, ce qu'on appelle l'écologie évolutive, illustration de l'évolution en marche.

Et d'abord, pour comprendre comment fonctionne l'alchimie des gènes, la génétique des populations, née dans les années 1930 à la faveur d'une redécouverte des célèbres travaux de Grégor Mendel sur les petits pois, apporta une éclatante justification au paradigme darwinien

en démontrant comment l'évolution graduelle des phénotypes n'est pas incompatible avec la nature discontinue de l'information génétique qui la sous-tend. Cette démonstration repose sur la prédiction de l'évolution des fréquences alléliques, donc d'éléments d'information discrets, sous l'effet de forces évolutives variées et aléatoires dont les effets sont parfois opposés telles que les mutations, la dérive, la sélection ou la migration. On verra comment la variation génétique qui sous-tend la variation phénotypique est soumise à la valse des fréquences alléliques aux locus concernés. On verra aussi comment l'émergence et la formalisation de la génétique d'une population puis, rapidement, celle de plusieurs populations interdépendantes a été une merveilleuse aventure initiée dans les années 1930 par ces pionniers que furent Fisher, Haldane et Wright parmi bien d'autres, et comment cette aventure s'est progressivement complexifiée pour déboucher sur la modélisation de la génétique des populations subdivisées dans l'espace. Qui ne connaît les fameux paysages adaptatifs de Sewall Wright avec ces pics et ces vallées de valeurs sélectives auxquels sont associés des événements d'extinction et de recolonisation qui sont à l'origine de la théorie des glissements d'équilibres (shifting balance theory) qui attribuent un rôle majeur à la dérive génétique ? Ces grands noms de la génétique jouèrent un rôle décisif dans la maturation puis la formalisation de la *Théorie Synthétique de l'Évolution* ou *Nouvelle Synthèse* popularisée par Julian Huxley.

On découvrira tout au long de ces pages, de manière récurrente mais que la diversité des regards rend particulièrement éclairante, que la sélection naturelle, de manière contingente et par conséquent non anticipative, permet aux organismes de s'adapter à leur milieu ici et maintenant. Ce livre fourmille d'exemples de réponses à la sélection : réponse évolutive des plantes aux métaux lourds, réponse de traits à forte valeur sélective comme la date de ponte ou la date de départ en migration au réchauffement climatique chez les oiseaux, réponses démographiques, physiologiques et génétiques de poissons soumis à des régimes de prédation ou des pressions de pêche sélective et excessive. Réponse admirablement démontrée par Rosemary et Peter Grant de la taille des becs de Pinsons de Darwin aux variations de taille et d'abondance des graines dont ils se nourrissent. L'arsenal de concepts, de méthodes et d'approches expérimentales ne manque pas, qui permettent d'entrer dans l'intimité du vécu des organismes. Un bouillonnement d'idées, de théories et d'expériences a illuminé l'étude de la biologie des populations au cours des dernières décennies du XX^e^ siècle, démontrant comment les compromis évolutifs entre traits détruisent à jamais le Démon de Darwin et se résolvent en « décisions » que l'organisme prend pour rester dans le jeu de la vie et transmettre ses gènes à des descendants qui seront capables de les transmettre à leur tour. On verra combien la marge est étroite entre le succès et l'échec, que le brassage génétique peut entraîner des maladaptations locales, que les mutations imposent un fardeau de mutation et que la migration inflige aussi un fardeau de migration, autre forme de fardeau génétique que l'émergence d'une génétique des paysages s'efforce de défricher. Pour ne prendre que trois exemples des percées récentes sur l'évolution des populations, citons la théorie des populations structurées en âges, celle des populations subdivisées dans l'espace dont les métapopulations de Richard Levins ne sont qu'un cas particulier mais un cas que rend passionnant ce problème évolutif majeur et difficile à circonscrire qu'est la dispersion — que Bill Hamilton a modélisé de manière imagée en s'inspirant de la destinée des enfants d'une famille Victorienne typique —, ou encore les théories explicatives de la sénescence, mécanisme évolutif qu'une combinaison d'approches évolutives et mécanistiques devrait conduire à l'émergence d'une gérontologie évolutive (« evo-gero »). Pou rester sur ce thème de la sélection, comment ne pas admirer enfin la manière dont les humains ont su mettre à profit cette adaptabilité du vivant grâce à leur longue expérience de sélection dirigée que fut, depuis dix à quinze mille ans, le patient processus de domestication rendu possible par un polymorphisme de l'ADN mitochondrial ou cytoplasmique qui éclaire l'origine des lignées domestiquées et leur histoire, avec cette surprenante mise en évidence de « gènes de domestication » ?

Depuis que Wolterek a introduit au début du XX^e^ siècle par ses célèbres travaux sur les daphnies la notion de plasticité phénotypique, un renouveau d'intérêt s'est manifesté au cours des dernières décennies pour cette aptitude d'un génotype à s'exprimer en phénotypes divers selon une gamme d'environnements variés. La question est d'importance et ce livre ne manque pas d'en expliquer les raisons. Face à des environnements hétérogènes et changeants mieux vaut-il acquérir un phénotype présentant de nombreuses variantes, une norme de réaction étendue, stratégie généraliste du « bet-hedging », ou au contraire se spécialiser localement à un environnement précis au risque d'encourir une maladaptation locale si l'environnement vient à changer ou si des phénotypes issus de ce génotype spécialisé viennent à s'installer dans un environnement différent de celui où il a évolué ? Bien sûr le choix est dicté par les régimes locaux de sélection qui caractérisent chaque type d'environnement, avec prime à la spécialisation locale ou à la plasticité — réversible ou irréversible, continue ou discontinue — selon le grain de l'environnement et sa variabilité par rapport aux distances de dispersion de l'organisme. La prédiction, tout comme la modélisation, de la plasticité phénotypique — qui n'est pas un frein à l'évolution comme on l'a parfois suggéré à tort — sont loin d'être simples bien que la plasticité phénotypique soit aujourd'hui dotée d'un solide cadre théorique et que de beaux exemples ne manquent pas pour le valider, telle cette expérience bien involontaire de l'évolution de la norme de réaction pour l'âge et la taille à maturité de populations de poissons victimes de surpêche. A la question de la composante génétique de la plasticité sur laquelle on s'est longtemps interrogé, la réponse est désormais claire : oui la plasticité phénotypique est héritable et soumise à sélection, oui, elle est un puissant agent évolutif et source d'innovation, notamment à la périphérie des aires de distribution.

C'est aussi dans le registre du vécu de l'organisme que l'écologie comportementale s'efforce de comprendre la réponse de ce dernier à la gamme infiniment variée des conditions qui déterminent l'environnement social

au sein duquel il doit tirer son épingle du jeu. Alors que l'éthologie s'adresse dans une optique fonctionnelle au comment d'un comportement, l'écologie comportementale, initiée par Nikolaas Tinbergen dans les années 1960, s'intéresse à son pourquoi en termes de coûts, bénéfices et compromis dans une perspective évolutive. On trouvera, magistralement développée dans ce livre, toute une série de questions portant sur des sujets aussi variés que la recherche de ressources comme l'habitat ou la nourriture, l'évitement des prédateurs, la fonction de signaux — visuels, sonores, tactiles, électriques, chimiques — dans la communication animale, l'évolution des soins parentaux et toutes sortes d'interactions sociales et de systèmes de communication, de coopération et de socialité, y compris les conflits d'intérêt entre parents et enfants, voire entre parents eux-mêmes, surtout quand les mâles ont quelques raisons d'avoir des doutes sur la paternité réelle des enfants dont ils s'occupent.

On verra comment, parmi les différents types d'information non-génétique, les effets parentaux, l'information personnelle et l'information sociale ont récemment été l'objet de belles avancées dont le livre se fait largement l'écho. La découverte de systèmes d'information publique, avec tout ce que véhicule cette notion d'information en tant qu'élément contingent qui prend le sens que l'organisme lui donne, est l'un des points forts de l'écologie comportementale. La fonction de ces systèmes, qu'ils soient génétiquement déterminés ou issus de mécanismes d'apprentissage, est de permettre aux individus d'exploiter au mieux l'expérience de leurs congénères, voire celle d'individus d'autres espèces comme on vient de le démontrer chez des oiseaux. On se rapproche ici de la culture qui peut être considérée comme la part de la variance phénotypique qui est transmise par apprentissage social, au point que le processus culturel est considéré par certains comme une forme élaborée de plasticité phénotypique.

Bien sûr, les exemples de sélection à l'œuvre, tels qu'ils sont développés dans ce livre, sont exempts de toute idée de projection dans le futur, mais il n'empêche que le fait évolutif permet d'élaborer une « science de la finalité biologique » — cette téléonomie dont parlait Jacques Monod, ou « finalité de fait » comme en ont développé l'idée Jean-Louis Parrot et Yveline Leroy (1985). Une petite analyse épistémologique suffirait à montrer que cette finalité n'a évidemment rien à voir avec le finalisme ou je ne sais quelle forme d'élan vital de type bergsonien. Non, et c'était prévisible, la notion aristotélicienne de téléologie — la finalité comme cause des phénomènes naturels — n'a pas permis à Kant qui, dans sa *Critique de la Raison pure*, a basé sa philosophie sur les lois de Newton, d'expliquer rationnellement les phénomènes biologiques. Comme l'a écrit Stephen Jay Gould, si nous pouvions rejouer le film de l'histoire de la vie, ce qu'on obtiendrait serait certainement bien différent, ruinant ainsi toute idée de téléologie.

5. Un cinquième point concerne les interactions entre individus. Personne n'a jamais vécu ou ne pourrait vivre seul dans la nature. Pour un organisme sexué, le premier interlocuteur incontournable est évidemment le partenaire sexuel encore que même chez les vertébrés, certains reptiles, poissons et amphibiens s'en passent très bien. Pourquoi le sexe ? Pas si simple d'y répondre tant la question est complexe et a été longtemps simplifiée à l'excès par l'argument indéfiniment ressassé des avantages du brassage génétique, passant sous silence les coûts, risques et cascades de conflits génétiques associés à la sexualité. Abordés dans plusieurs chapitres de ce livre, les problèmes liés au sexe restent un domaine phare de la biologie évolutive.

Comme il se doit dans un livre sur l'évolution, une grande place est réservée à ces aspects majeurs que sont les régimes d'appariement, l'organisation sociale, les tactiques d'accès aux partenaires sexuels, la nature et la durée des liens sociaux et la sélection sexuelle, même si la complexité de ces sujets n'a pas toujours permis aux auteurs de les développer comme ils l'auraient souhaité. Mais les questions majeures sont abordées, par exemple les tenants et les aboutissants de la monogamie, de la polygamie, qu'elle se manifeste sous forme de polygynie, de polyandrie, de polygynandrie ou de promiscuité, en termes de maximisation du succès reproducteur et de conflit d'intérêts entre partenaires. Certes le cas extrême des leks ne concerne qu'une quantité très limitée d'espèces de vertébrés et d'invertébrés mais il a été déterminant dans le développement de « l'hypothèse des bons gènes ». On verra que bien des interrogations demeurent sur la signification évolutive de ces comportements surtout qu'ils font preuve de flexibilité intra-spécifique, voire intra-populationnelle et que la monogamie sociale est loin de rimer avec monogamie génétique, les paternités hors-couple étant davantage la règle que l'exception. Quant à la sélection sexuelle qu'on ne peut dissocier des régimes d'appariement et qu'Endler considère comme une simple variante de la sélection naturelle, elle posa à Darwin de sérieux problèmes avant qu'il ne la formalise en tant que telle dès *L'Origine des Espèces*, faisant une distinction entre sélection intra-sexuelle et sélection inter-sexuelle. À partir d'exemples classiques comme la queue du paon ou les bois du cerf, on trouvera de belles discussions sur ce sujet passionnant qui, en grande partie négligé par les artisans de la Nouvelle Synthèse, trouvera un intérêt majeur dans le contexte de l'écologie comportementale. Et toujours, de manière récurrente, ces question fondamentales : où se trouvent les limites de l'amplification des traits sexuels si les coûts que cette amplification induit dépassent les avantages ? Car si l'incrémentation des traits peut s'emballer de manière extravagante tant que la population y trouve son compte, elle devrait logiquement s'arrêter dès lors que le coût qu'il implique n'est plus compensé par la sélection sexuelle, bref quand le principe du handicap se vérifie par la limite de l'honnêteté du signal. Encore que les choses se compliquent s'il est vrai que les ornements jouent un rôle dans la résistance aux parasites, le paradoxe du lek. Autre question : comment les différentiels de sélection et l'intensité de la sélection sexuelle expliquent-ils l'avantage d'être petit quand on est un mâle de crapaud en amplexus ou gigantesque quand on est un éléphant de mer ? Comment les femelles font-elles pour sélectionner le sperme de l'un des

mâles qui les ont fécondées à travers une « compétition entre éjaculats » qui témoigne d'une intense compétition spermatique ? Comment certains petits mâles de rang inférieur dans les hiérarchies, parviennent-ils à déjouer la vigilance des grands mâles dominants et à copuler furtivement, à la sauvette, avec la première femelle venue ?

Au-delà de toutes ces relations intimement liées à la reproduction, l'ouvrage rappelle et développe cette réalité que le monde vivant est un gigantesque réseau d'interactions entre organismes, ce qu'est, ou devrait être, la définition même de la biodiversité. On ne peut vivre sans les autres et les relations que les organismes tissent entre eux sont variées à l'infini. Ces relations peuvent être amicales, intimes, hostiles, neutres, obligatoires, indirectes, parfois extraordinairement sophistiquées, témoignant toutes de forces évolutives pour les éviter, les contourner ou au contraire les favoriser et les améliorer. On trouve de tout, de la coopération, de l'altruisme, de la compétition, de la prédation, du parasitisme qu'illustre l'immense cohorte des parasites puisque 50 à 70 % des espèces animales sont des parasites qui pratiquent une panoplie inouïe de ruses et de combines pour tirer leur épingle du jeu, y compris même des comportements de type mafieux quand le parasite punit son hôte si les services qu'il lui rend ne le satisfont pas.

6. Parmi les disciplines en émergence, l'approche « Évo Dévo » qui s'applique à identifier les gènes qui sont à la base du développement embryonnaire constitue certainement d'un point de vue théorique l'une des innovations majeures de ces dernières années. ÉvoDévo répond en particulier à la critique souvent faite au paradigme darwinien d'être incapable de prédire les grands événements de l'évolution tels que l'apparition de nouveaux plans d'organisation, tout en les justifiant a posteriori par la sélection naturelle. La critique était justifiée tant qu'on ignorait la possibilité qu'ont les organismes d'emprunter des trajectoires évolutives imprévisibles. L'étude des mécanismes du développement est appelée à déboucher sur un corpus théorique structuré en lois à valeur prédictive sur l'évolution morphologique. Associant l'évolution et l'embryologie qui ont longtemps suivi des routes séparées, le propos d'ÉvoDévo est de développer la dimension ontogénétique des changements évolutifs, mettant un vin nouveau dans la vieille bouteille qu'Haeckel garnit de son fameux principe de récapitulation — « l'ontogenèse récapitule la phylogénèse » qui fournit d'ailleurs à Darwin l'occasion de décocher l'une de ses piques les plus acides à l'encontre des créationnistes. Le grand mérite d'ÉvoDévo est de comprendre les facteurs internes qui déterminent la valeur sélective — s'adapter à soi-même — et non pas seulement ou surtout les facteurs externes de l'environnement. D'où un florilège d'idées rafraîchissantes dont beaucoup remettent en cause nos certitudes sur l'image d'une évolution contingente qui bricole avec opportunisme au sein de paysages adaptatifs mouvants. La fameuse « loi » de Dollo — qui n'en est d'ailleurs pas une puisqu'elle ne prédit rien et ne propose aucun mécanisme — est malmenée par ces nouvelles approches qui ont récemment démontré que des structures aussi complexes que des doigts ou des ailes ont été réacquises après avoir été perdues.

7. Un septième point se rapporte aux contraintes qui limitent le jeu des possibles et au conservatisme du vivant. Où sont les limites à cette anthologie qu'est la fabuleuse profusion de formes, de tailles, de couleurs, d'odeurs, de comportements, de plans d'organisation, de stratagèmes et de stratégies de conquête des milieux et de valorisation des ressources que l'évolution a inventés pour que, malgré les mille embûches d'une nature fondamentalement violente, les organismes se différencient et parviennent à rester dans le jeu de la vie ? La vertigineuse diversité des formes actuelles et passées, des plus petits organismes connus, les mycoplasmes, dont la taille est de l'ordre de 300 nanomètres aux plus grands comme les Séquoias géants de plus de 100 m de haut, pesant quelque 2 000 tonnes et vivant plus de mille ans, témoigne d'une capacité d'innovation qui semble infinie. Et pourtant tout n'est pas réalisable : On ne verra jamais un zèbre développer des ailes ou une grenouille acquérir des nageoires. Toutes sortes de contraintes, phylogénétiques, morphologiques, physiologiques, fixent des limites à l'éventail des possibles comme l'a rappelé la critique du « tout adaptationniste » lancée par Gould et Lewontin dans leur célèbre référence au Pangloss de Voltaire. En contre-point à cette réalité et d'une certaine manière la justifiant, comment ne pas être frappé par le conservatisme du vivant ? Quelle surprenante découverte en effet que celle de la conservation des mêmes gènes régulateurs chez trois modèles aussi différents et distants quant à leur histoire évolutive que la souris, un nématode et une drosophile. L'existence des mêmes familles de gènes dans tous les métazoaires montre bien que la diversité des plans d'organisation n'est pas synonyme de diversité moléculaire. Les gènes régulant la transcription de l'ADN en ARN et la traduction de l'ARN en protéines sont communs à tous les organismes vivants. Quant aux gènes Hox, ils fournissent l'exemple le plus frappant de la conservation de gènes régulateurs dont les mêmes fonctions s'expriment chez des organismes aussi distants que la souris et la drosophile. On ne sera pas peu surpris non plus d'apprendre que le gène spécifiant le territoire des yeux (Pax-6) est commun aux vertébrés et aux insectes, au point que l'expression de ce gène sur un territoire quelconque de la drosophile suffit à déclencher le développement d'un œil: on peut faire pousser des yeux sur les ailes ou les pattes d'une mouche ! On pourrait citer à l'envi d'autres familles anciennes de gènes, telle par exemple la famille MADS que l'on retrouve chez toutes les plantes à fleurs, mais aussi chez des gymnospermes aussi anciennes que les Cycas, Ginkgo, et Gnetum. On aborde ici une idée fondamentale — bien qu'apparemment paradoxale — des contraintes développementales, comme l'a souligné maintes fois Gould: par le biais du fameux « bricolage évolutif », les processus de développement qui contraignent l'évolution en limitant ses trajectoires possibles peuvent également être source d'innovations.

8. Comment, et ce sera un huitième point, ne pas être émerveillé par ce que nous apprend ce livre sur l'évolution moléculaire que la sophistication des techniques modernes permet de visiter, nous donnant ainsi à découvrir que toute une série de mécanismes moléculaires peuvent se produire indépendamment dans la même région du génome, et être

sélectionnés. Quelles que soient les échelles de temps, de catégorie de séquence biologique ou de type d'organisme considérés, le développement des approches moléculaires déboucha sur la construction des premières phylogénies moléculaires dont on sait le prodigieux succès qu'elles connurent par la suite. Puis l'utilisation des marqueurs moléculaires fit le bonheur des systématiciens phylogénéticiens, phylogéographes et biologistes de la conservation qui disposent désormais d'outils pour reconstituer l'histoire spatio-temporelle des populations, voire pour remonter le temps des généalogies grâce à la théorie de la coalescence. Révolution assurément dans l'approche évolutive que ce saut épistémologique avec les approches néo-darwiniennes classiques surtout quand on s'aperçut que les premières séquences d'ADN ne se conforment que partiellement au paradigme darwinien, sans parler du débat animé mais fécond suscité par la théorie « neutraliste » de Kimura. Que de belles perspectives à attendre quand on sait que les écologistes et les physiologistes perçoivent déjà dans les données moléculaires la possibilité d'appréhender le déterminisme génétique des adaptations. Ouvrant la voie à l'explication de la production par un même génotype d'une incroyable diversité de phénotypes, la génomique apporte les premières réponses, au moins sur quelques espèces modèles, à l'explication de ce déterminisme. Enfin, un champ de recherche prometteur qui comporte encore une grande part de mystère est celui de la part des facteurs épigénétiques dans l'évolution, à savoir ce qui change dans le matériel génétique de l'organisme lors de son ontogénèse, donc après la complétion de son génotype. Il s'agit là d'une question importante mais difficile car les mécanismes épigénétiques ne se conforment pas directement au cadre théorique dominant puisqu'ils conditionnent l'expression des gènes bien que leur fonctionnement ne soit pas dirigé par l'information génétique directement héritée.

Quelle surprenante mais réconfortante ouverture, lourde de sens, que fut la mise en évidence de plusieurs caractéristiques propres à notre espèce, par exemple une diversité génétique réduite par rapport à celle des grands singes, une diversité génétique bien supérieure à l'échelle intra- qu'à l'échelle inter-populationnelle ou encore la relation directe entre distances génétiques et distances géographiques.

9. Mon neuvième point est d'ordre méthodologique et épistémologique. Il pourrait s'intituler « De la narration à la formalisation mathématique puis à l'expérimentation ». On a souvent prétendu que le discours sur l'évolution reste narratif, manque de rigueur et de ce fait échappe aux exigences de la science moderne, donnant au passage du grain à moudre aux mouvements créationnistes et obligeant les évolutionnistes à leur répondre en prouvant que l'évolution est un fait et non pas simplement une théorie. L'exercice est moins facile qu'il y paraît car le paradigme darwinien manque de lois. Les philosophes des sciences nous rappellent que contrairement aux sciences physiques dont les théories sont basées sur des lois qui se situent hors du temps et de l'espace, rien de tel en biologie puisque pour que quelque chose ait valeur de loi, il faut qu'il ne souffre aucune exception et n'ait aucun caractère spécifique, ce qui n'est évidemment pas le cas en biologie où tout est spécifique et contingent. Ce qu'on appelle « loi » est limité à certains aspects du monde vivant ou dans certaines situations limitées dans le temps. Non, il n'y a pas de loi en biologie, au sens donné à ce mot par les physiciens, sauf peut-être en biologie fonctionnelle — la physiologie — qui est plus proche des sciences physiques que de la science historique de l'évolution. En revanche notre corpus théorique de biologie évolutive ne manque pas de concepts qui sont des constructions assez robustes pour se soumettre au principe de mise à l'épreuve d'hypothèses alternatives. Ce livre en apporte de multiples démonstrations. En opérant sur des mécanismes par essence démographiques, comme l'avait d'ailleurs souligné Darwin, les processus de sélection peuvent être formalisés à l'aide d'outils mathématiques et statistiques qui témoignent d'une grande proximité entre écologie et évolution. Qu'est-ce en effet que la sélection sinon de la compétition entre génotypes dont sont issus les variants phénotypiques confrontés au monde réel ? Seule diffère l'échelle phylogénétique mais la nature des processus reste la même. Un bon exemple, rappelé dans ce livre, du rôle de l'expérimentation en biologie évolutive est la controverse célèbre sur les effets de la compétition interspécifique dans la structuration des peuplements, ce « fantôme de la compétition passée » comme l'a appelé Connell (1980). Comment pouvez-vous affirmer que deux espèces se sont « frottées » l'une à l'autre par compétition et ont déplacé leurs caractères (*character displacement*) de manière à coexister dans le même espace de niche, demandait ce dernier, si vous ne le démontrez pas expérimentalement ? Certes la saga de la niche a été mise à mal par la théorie de la neutralité unifiée de Hubbell mais le débat a gagné en crédibilité grâce à la rigueur des concepts et à la validation d'hypothèses alternatives. Les formalismes mathématiques mettent souvent mal à l'aise les non-initiés mais ils construisent un langage commun qui, bien mieux que les modèles purement verbaux, permet d'échanger des idées. On verra par exemple que les mathématiques apportent un nouvel éclairage sur ce sujet hautement débattu qu'est la sélection de groupe, objet de passes d'armes épiques dans les années 1950 entre David Lack et Vero Wynne-Edwards, querelle rendue largement caduque par Bill Hamilton quand il introduisit les notions de valeur sélective inclusive.

L'irruption puis la généralisation de l'informatique a définitivement ouvert la biologie de l'évolution, à l'instar de toutes les sciences, vers le quantitatif et la pratique généralisée de l'approche hypothético-déductive qui implique le recours à la statistique au sens large. Comme la médecine, la modélisation est un art dont l'essence est de gérer au mieux la tension entre complexité du réel et choix simplificateurs qui ne font que rendre plausible ce réel de toute façon inaccessible. Encore faut-il que ce plausible soit réaliste, ce que s'efforce de faire tout un arsenal méthodologique comme la pratique de la réplication ou l'utilisation généralisée des méthodes de maximum de vraisemblance, par exemple pour choisir le meilleur arbre phylogénétique, et, plus récemment, le développement de la statistique Bayésienne ou de la théorie de la coalescence qui permet d'inclure dans l'histoire des individus les événements qui jalonnèrent leurs lignées ancestrales.

Le modèle ne sera jamais qu'un outil, l'a opportunément rappelé Jean-Marie Legay, mais un outil puissant pour résoudre la myriade de questions d'analyse, d'interprétation et de modélisation auxquelles le biologiste de l'évolution est sans cesse confronté : modèle animal en génétique quantitative, modèles reliant la valeur sélective à des traits par régression multiple, modèles multi-états permettant de suivre l'histoire des individus dans le temps et dans l'espace, reconstitution de l'histoire sélective des mutations, constructions phylogénétiques, analyses phylogéographiques, épidémiologiques, démographique et, bien sûr, de génétique proprement dite (taux de recombinaison, taux de mutation, héritabilité etc). Ce sont aussi les modèles statistiques qui permettent de modéliser les dynamiques des différents types de stochasticité, génétique, démographique et environnementale qui peuvent conduire au vortex d'extinction. Sans parler de certains chemins détournés et a priori inattendus mais qui peuvent se révéler particulièrement féconds comme par exemple la théorie des jeux introduite en biologie de l'évolution par John Maynard-Smith dans les années 1980.

Un plaidoyer pour une dédramatisation des statistiques, qui restent trop souvent une pierre d'achoppement pour bien des chercheurs, et l'acquisition d'une authentique culture en statistiques sont un message à retenir car une telle culture est désormais indispensable au dialogue interdisciplinaire entre biologistes, mathématiciens et informaticiens ainsi qu'à l'accès aux nouveaux outils qui ne cessent de solliciter le chercheur.

Quant à la génétique quantitative qui permet de décrypter, à partir de ces grandeurs macroscopiques que sont des traits phénotypiques, l'action de ces unités microscopiques que sont les gènes, elle a ouvert de nouveaux horizons avec l'avènement du « modèle animal » qui permet de contrôler pour les effets confondants de la variation environnementale. L'équation des reproducteurs en génétique quantitative permet de prédire les réponses à court terme à des pressions de sélection directionnelle. Alors que les processus évolutifs ont longtemps été inférés à partir d'analyses comparatives utilisant les phylogénies moléculaires ou les trajectoires d'organismes fossiles, l'évolution expérimentale et la théorie des jeux permettent de démontrer les processus évolutifs. Certes l'idée n'est pas nouvelle puisque Darwin l'avait déjà imaginée mais on la pratique aujourd'hui en routine tant pour l'amélioration des plantes et des animaux que sur le terrain dès lors que l'issue de pressions de sélection — qu'elle soit expérimentale ou naturelle — peut être contrôlée, ou tout du moins finement mesurée. Cette gigantesque « expérience naturelle » que constituent les dérèglements climatiques donne lieu à des centaines d'études simulant la réponse des organismes à de nouveaux régimes de sélection directionnelle. Si le paradigme darwinien n'obéit pas à des lois de type newtonien, il satisfait pleinement aux exigences de la logique scientifique telle que soulignée par Karl Popper.

10. Enfin, mon dixième et dernier point porte sur l'évolution humaine. On verra dans ce livre comment l'application de la biologie évolutive à l'espèce humaine est relativement récente, au moins en France. Il faut dire que les interactions entre biologie et culture compliquent les choses, d'où un malaise, bien réel encore aujourd'hui, entre biologie et sciences humaines qui sont d'ailleurs enseignées dans des universités distinctes. Les humains auraient un statut à part, différent de celui des animaux, sous le prétexte évidemment fallacieux qu'ils se seraient affranchis de la sélection naturelle grâce à la culture et la morale. C'est au point, comme on le verra dans ce livre, que l'interprétation des comportements humains faisant totalement abstraction des processus évolutifs a envahi la sphère des sciences humaines, depuis Freud, l'Anthropologie structurale de Lévi-Strauss, la génétique épistémologique de Piaget en passant par l'analyse synthétique des peintures paléolithiques de Leroi-Gourhan et l'approche comparative des religions d'Éliade. Et pourtant, rien dans cette césure entre le biologique et le culturel n'est scientifiquement fondé. Certes personne ne contestera l'aspect prééminent de la culture chez l'humain mais les interactions, constitutives de notre nature, entre composantes biologiques et culturelles nécessitent de considérer les deux pour comprendre les comportements humains et leurs variation dans le temps et dans l'espace. Prenons l'exemple des régions d'altitude des Andes et du plateau tibétain qui ont été colonisées indépendamment par des sociétés humaines. Dans ces deux ensembles de populations, une adaptation spécifique mais différente à l'altitude s'est mise en place : augmentation de la concentration en hémoglobine dans les Hautes Andes, flux sanguin plus élevé sur le plateau tibétain. Dans les deux cas des processus darwiniens ont été sous-jacents à l'évolution de ces adaptations locales. Ce livre ne manque pas d'exemples qui démontrent la nécessité de prendre en considération les processus darwiniens pour comprendre les mécanismes d'évolution bio-culturelle : Pourquoi la fréquence du phénotype « tolérance au lactose » varie-t-elle de 90 % au Nord de l'Europe à 50 % au Sud pour tomber à 1 % en Chine ? C'est une affaire de pratique de l'élevage, qui induit un changement biologique en modifiant l'environnement sélectif de certains gènes.

Au terme de ces quelques réflexions et pour rester dans une perspective anthropologique, comment ne pas revenir sur cette question : pourquoi s'intéresser à l'évolution et quelle évolution ? Si la question n'est rien de moins que triviale pour la plupart des biologistes, elle est loin d'être anodine car elle nous concerne tous, quels que soient notre origine, nos centres d'intérêt ou notre contexte culturel. Tout, dans notre vie quotidienne, a quelque chose à voir avec l'évolution, parfois d'une manière insoupçonnée comme vient de le rappeler J.F. Derry (2009) quand il évoque le Darwinisme neural, la médecine darwinienne, la psychologie évolutive, l'épistémologie évolutive, l'éthique évolutive, la cosmologie évolutive et bien d'autres. La liste des exemples serait interminable, qu'il s'agisse de la plupart de nos modes de vie, nos comportement alimentaires, sociaux, sexuels, sanitaires, ou d'applications techniques telles que la biomimétique, sans parler de la gestion de notre environnement et de tout ce qui relève de la médecine et des problèmes de santé publique. Rappelons qu'il aura fallu attendre 1992 pour que soient écrites ces lignes fondatrices et d'une certaine manière prophétiques que sont *The Dawn of Darwinian medicine* (G.C. Williams et R.M. Nesse 1992). Quel médecin

reconnaît aujourd'hui que la douleur, les nausées, les vomissements, la diarrhée, la fatigue ou l'anxiété peuvent être des mécanismes de défense dont le traitement devrait être manié avec doigté ? On verra aussi combien la médecine darwinienne est justifiée par l'émergence ou la réémergence de pathologies, l'évolution persistante de vecteurs et pathogènes résistants et de multiples problèmes épidémiologiques qui se situent à l'interface de la médecine et de la biologie évolutive. Sans parler de la combinaison de concentrations humaines et animales qui, jointes à la multiplication et la rapidité des déplacements à grande distance, peuvent constituer de véritables bombes à retardement en matière de santé humaine. On peut vraiment dire que le darwinisme a changé les fondations de la pensée occidentale, remettant en cause les vieux dogmes qui fondèrent pendant des siècles nos mentalités et notre regard sur le monde. La plus grande partie des problèmes urgents auxquels les sociétés sont confrontées, tels qu'ils se déclinent à travers leurs cortèges de misères, actuelles ou attendues ont, d'une manière ou d'une autre, une base biologique qui relève de l'écologie et de la biologie évolutive. En cette époque de questionnements sur l'utilité de pans entiers de la recherche scientifique que les signes des temps révèlent à travers une certaine déshérence, voire méfiance vis-à-vis de la science, l'ouverture du monde scientifique auprès d'une société qui a besoin de repères est plus nécessaire que jamais. Elle l'est pour limiter les dégâts d'une érosion de la biodiversité qui ne présage rien de bon pour le fonctionnement des écosystèmes. Elle l'est pour la conservation, la gestion et la promotion des ressources génétiques domestiquées dans un monde où la faim et la malnutrition sont des réalités quotidiennes scandaleuses comme vient de le rappeler de manière pathétique Achim Steiner, directeur du Programme des Nations Unies pour l'Environnement. Elle l'est enfin tout simplement pour accompagner de manière responsable et courageuse le basculement culturel que les temps modernes vont imposer de gré ou de force à nos sociétés, cette métamorphose qu'Edgar Morin (2007) appelle de ses vœux après avoir relevé que « les développements de la science, de la technique, de l'industrie, de l'économie qui propulsent désormais le vaisseau spatial Terre, ne sont régulés ni par la politique, ni par l'éthique, ni par la pensée ». Pour amorcer un tel basculement culturel, la nécessaire intégration des perspectives évolutives dans les sciences de l'environnement, ce qu'on pourrait appeler une « écologie darwinienne », contribuera à abattre les barrières qui séparent encore les sciences sociales des sciences de la nature, barrières qui freinent nos capacités à nous comprendre nous-mêmes, à discerner les signes des temps et à relever en connaissance de cause les défis auxquels nous sommes confrontés. En ce domaine, nous ne sommes pas exonérés de responsabilité car nous n'avons pas l'excuse de l'ignorance.

Enfin, le chapitre sur l'évolution et la génétique face à la société est le bienvenu en ces temps de doute chez beaucoup de nos contemporains dont certains n'hésitent pas à flirter avec des idéologies dangereuses et d'un autre âge qu'un excès de scientisme peut encourager et qui pourraient, avec les dangers de résurgences nauséabondes, s'infiltrer sournoisement dans nos sociétés. Il est bon que les aspects philosophiques et épistémologiques du débat ne soient pas éludés et que soit abordée la question de la dialectique entre contingence, qui peut ouvrir de nouveaux jeux de possibles, et déterminisme qui s'exprime à travers les processus biochimiques de l'évolution du vivant.

Et maintenant, que penserait Darwin du darwinisme si le grand homme nous faisait la surprise d'une petite visite ? Il serait assurément fasciné, peut-être confondu par ce qu'il verrait et que vous allez lire dans ce livre, les lois de Mendel, les mutations, la dérive génétique, la structure de l'ADN, la sélection de parentèle, l'altruisme, le fonctionnement des gènes du développement, l'émergence d'évo-dévo — lui qui s'est tant intéressé à l'embryologie — la compétition spermatique, les performances de la génétique moléculaire, la médecine darwinienne et tout le reste, mais il serait aussi horrifié d'apprendre ce qui a pu être dit et fait en son nom en certaines époques. Au final, il serait certainement stupéfait de voir quelle fut l'influence de son œuvre dans tous les champs de la biologie et dans la compréhension du monde.

Mon dernier mot sera pour Louis Thaler. C'est à lui, qui est venu à l'évolution par la paléontologie, qu'aurait dû revenir ce privilège de préfacer un tel ouvrage, lui qui sut avec une surprenante agilité intellectuelle pratiquer ce va-et-vient entre paléontologie et néontologie et fonder l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier où se nouèrent tant de vocations dont beaucoup se sont exprimées dans cet ouvrage.

Un grand merci à Anne Charmantier, Thierry Lefèvre, Michel Raymond et Frédéric Thomas pour les critiques et suggestions constructives qu'ils firent à ce texte.

Jacques Blondel

Directeur de Recherche émérite au CNRS

RÉFÉRENCES

Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**:131-138.

David, P. et Samadi, S. 2000. *La théorie de l'évolution*. Paris, Flammarion.

Derry, J.F. 2009. Darwin in disguise. *Trends in Ecology and Evolution* **24**(2):73-79.

Dobzhansky, T., Ayala, F.J., Stebbins, G.L. et Valentine, J.W. 1977. *Evolution*. San Francisco, W.H. Freeman and Co.

Grassé, P.-P. 1973. *L'Évolution du vivant*. Albin Michel, Paris.

Mayr, E. et Provine, W.B. 1980. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge, Harvard Univ. Press.

Monod, J. 1970. *Le Hasard et la Nécessité*. Paris, Le Seuil.

Morin, E. 2007. *Vers l'abîme* ? L'Herne (coll. Cahiers de l'Herne), Paris.

Parrot, J.-L. et Leroy, Y. 1985. *La fin et les moyens. Études sur la finalité biologique et ses mécanismes*. Paris, Maloine.

Ruse, M. 1981. Origins of the modern synthesis. *Science* **211**:810-811.

Williams, G.C. et Nesse, R.M. 1992. *The dawn of Darwinian medicine*. *Quaterly Review of Biology* **66**:1-22.

Introduction

La biologie évolutive est une approche originale permettant d'essayer de comprendre ce qu'est la vie. Son statut est vraiment particulier : elle est à la fois assez différente de ce qui est pratiqué dans l'ensemble des sciences, assez difficile à comprendre et à maîtriser, mais son pouvoir explicatif est considérable. Le raisonnement dominant en sciences expérimentales repose sur la recherche de modèles de la réalité, qui sont des représentations souvent formalisées mathématiquement permettant de prédire la plus large gamme possible d'observations faites dans le monde réel. La plupart de ces modèles font intervenir des causes proximales, reposant sur l'observation de systèmes dynamiques physico-chimiques : si l'on veut comprendre pourquoi une peinture est blanche, il est nécessaire de disposer d'un modèle de réflexion de la lumière sur la peinture, qui rend compte du fait que l'ensemble des longueurs d'onde du visible sont réfléchies.

La biologie évolutive sort dans une certaine mesure de cette logique. Si l'on veut comprendre pourquoi un insecte ou un ours est blanc, on pourra toujours se pencher sur le mécanisme proximal, physique, rendant compte de cette observation (ce sera une partie de l'explication, parfois passionnante (cf. chapitre 19), et éventuellement d'un grand intérêt appliqué, Bahners *et al.* 2008). Cependant, d'autres explications seront en mesure de donner une explication peut-être plus satisfaisante, dont on aura mieux le sentiment qu'elles répondent à la question « pourquoi ». Ces explications ont la particularité de ne pas dépendre des détails physicochimiques (quel que soit le mécanisme permettant d'être blanc, on comprend pourquoi l'organisme est blanc). En revanche, ils renvoient à l'histoire antérieure de l'ours ou de l'insecte, aux générations précédentes.

D'une façon générale, on peut trouver beaucoup de questions de biologie commençant par « pourquoi » auxquelles la réponse la plus satisfaisante provient de la biologie évolutive : pourquoi les tailles des mâles et des femelles diffèrent-elles souvent ? Pourquoi les poissons ont-ils une forme fuselée ? Pourquoi les lions mâles qui supplantent par le combat d'autres lions mâles à la tête d'une troupe de lionnes tuent-ils les jeunes lionceaux qui s'y trouvent ? Pourquoi les éléphants ont-ils des défenses ? Pourquoi celles des femelles sont-elles plus courtes ? Pourquoi les défenses disparaissent-elles dans certaines populations ?

Cette dernière question nous servira d'ailleurs à illustrer la difficulté naturelle que nous avons à comprendre les raisonnements de biologie évolutive : car même si les réponses de la biologie évolutive ont un caractère séduisant, elles restent en fait la plupart du temps très mal comprises. Il n'est d'ailleurs pas besoin d'aller chercher des fanatiques religieux pour rencontrer ce réel obstacle, qui tient plus à la complexité du raisonnement évolutif qu'à sa nature athée.

Revenons aux éléphants et à leurs défenses. Dans une étude sociologique récente (largement reprise dans la suite de cette introduction), Bronner (2007) a soumis un énoncé typique de biologie évolutive à la sagacité d'un échantillon de 60 personnes, pour les mettre dans une situation de devoir montrer les rouages d'un mécanisme explicatif évolutif. L'exercice proposé était le suivant :

« *À l'état sauvage, certains éléphanteaux sont porteurs d'un gène qui prévient la formation des défenses. Les scientifiques ont constaté récemment que de plus en plus d'éléphanteaux naissaient porteurs de ce gène (ils n'auront donc pas de défenses devenus adultes). Comment expliquer cette situation ?* »

Avant de donner la solution (en réalité il y en a au moins trois proposées dans la littérature, et une seule présentée dans l'article de Bronner), j'invite le lecteur à élaborer lui-même la ou les siennes, en la (les) rédigeant de façon très simple et spontanée. Le plus intéressant dans le contexte présent, ce n'est bien entendu pas la solution réelle (encore que, nous les verrons de toutes les façons dans un deuxième temps), mais plutôt les problèmes rencontrés par les volontaires pour répondre, même pour ceux qui envisagent un effet de la sélection naturelle, ou pensent proposer une explication « darwinienne » — en voici un exemple :

« *Il y a une mutation génétique concernant les éléphants, à savoir que ça ne sert à rien d'avoir des défenses puisque de toute manière les hommes allaient les tuer et les leur piquer. Donc, du coup, ils ne naissent plus avec. Mais ça influe sur la génétique, c'est la peur d'être tué (…) Comme c'est un danger pour eux-mêmes, ils veulent éviter d'être plus exposés à ce danger et ainsi, en changeant le problème à sa source, ils peuvent éradiquer le danger.* »

Il est facile de reconnaître dans cet extrait l'erreur habituellement commise dans la mise en place d'un raisonnement évolutif : l'effet observé (la sélection des individus sans défenses) est conçu comme le résultat d'une volonté individuelle, d'une réflexion. La notion même de population, au sein de laquelle une diversité peut être observée, est bien souvent étrangère à nos cerveaux, en tous les cas peu intuitive à ceux qui n'ont pas étudié l'évolution (d'où la difficulté à

comprendre la sélection, cause de variations intergénérationnelles de la composition de la population).

En revanche, la notion d'optimalité est beaucoup plus facilement accessible, et liée dans nos esprits à l'intentionnalité, d'où une tendance naturelle à chercher des causes non sélectives à l'apparente optimalité de la nature, ou à construire une sorte de « lamarckisme implicite » où la volonté individuelle permet de tendre vers une optimalité, objectif de la population. Si vous avez répondu comme la personne citée ci-dessus (représentative des réponses de 72 % des participants à l'étude de Bronner), la lecture du présent ouvrage vous sera très bénéfique, mais vous devez vous préparer à rencontrer beaucoup de concepts nouveaux.

Examinons maintenant quelle est « la » bonne réponse, en tout cas celle qui était attendue par Bronner :

« *En fait, ce mystère a été révélé et résolu par le professeur Zhang Li, zoologue à l'université de Pékin, qui a mené ses recherches depuis 1999 dans une réserve naturelle dans la région du sud-ouest de Xishuangbanna où vivent les deux tiers des éléphants d'Asie chinois (la Chine est l'une de 160 nations qui ont signé un traité en 1989 interdisant le commerce de l'ivoire et des produits d'autres animaux en voie d'extinction ou menacés de l'être). Les braconniers ne tuant pas les éléphants sans défenses (ceux-ci n'ont aucune valeur marchande pour eux), explique-t-il, ces mutants sont plus nombreux dans la population* [et donc aussi parmi les adultes reproducteurs] *et le gène qui prévient la formation des défenses se propage parmi les éléphants. Alors que ce gène se trouve habituellement chez 2 à 5 % des éléphants d'Asie, on le trouve à présent chez 5 à 10 % de la population des éléphants Chinois.* »

En réalité, cette réponse, correspondant au cas particulier de cette population chinoise, n'est qu'une des possibilités observées dans la nature. Un tel effet de la chasse ou du braconnage a été relaté non seulement en Asie, mais aussi en Afrique, donc dans une autre espèce très différente d'éléphants (Jachmann *et al.* 1995). Ainsi, plusieurs populations de Zambie (parc nationaux du Nord et du Sud Luangwa et aire de gestion de chasse de Lupande) ont vu la fréquence du phénotype sans défenses augmenter au cours de phases de chasse ou de braconnage intense.

Mais, 2^e^ explication possible, la pression de sélection qui favorise les génotypes sans défenses n'est pas forcément la chasse : ainsi, les éléphants d'Asie sont capturés depuis très longtemps pour servir de bêtes de somme, et les animaux sauvages avec défenses sont nettement préférés aux autres. Les défenses aident à réaliser certaines des tâches incombant aux éléphants, comme porter de grosses branches par exemple. En outre, parmi les éleveurs, les éléphants sans défenses (« makna » ou « mukna ») sont réputés plus agressifs et plus rusés. Il en résulte donc une pression de sélection importante sur les populations sauvages (favorisant encore une fois les animaux sans défenses, qu'on ne prend pas la peine de capturer). On peut donc se demander pourquoi les populations d'éléphants d'Asie, où sont prélevés depuis longtemps des individus destinés à la domestication, n'ont pas toutes vu les proportions d'individus sans défenses augmenter petit à petit.

La réponse vient de deux phénomènes : tout d'abord, les populations d'éléphants sont connectées par des flux migratoires. Ainsi, quand une population vient de subir une forte pression de chasse ou de capture, elle peut se reconstituer partiellement par immigration, ce qui rétablit pour partie la fréquence des animaux pourvus de défenses, comme cela a pu être observé en Zambie (Owens et Owens 2005). Inversement, pour qu'une pression de sélection élimine presque totalement les individus pourvus de défense, il faut à la fois que la population soit isolée et que la pression de sélection humaine soit forte (comme cela a été observé depuis longtemps à Ceylan, sous l'effet de la capture préférentielle des animaux pourvus de défenses — cette évolution a été modélisée mathématiquement de façon satisfaisante par Kurt *et al.* 1995).

On peut se demander aussi ce qui maintient la présence de défenses dans une population non chassée ni exploitée pour la capture d'animaux à domestiquer. L'hypothèse la plus simple est une pression de sélection naturelle positive favorisant les animaux pourvus de défenses (par exemple dans les combats entre mâles, ou pour défendre les petits contre les prédateurs). Une des conséquences de la divergence entre la sélection jouant à différents endroits (sélection humaine contre les défenses dans certaines populations, sélection naturelle en faveur des défenses ailleurs) est le maintien des deux phénotypes. Ce phénomène simple, observé dans la nature, est utilisé dans les peuplements anthropisés pour limiter le risque d'apparition de résistance à des pesticides : par exemple, quand on cultive des plantes génétiquement résistantes à un ravageur, il est indiqué de créer des « zones refuges » constituées de cultures génétiquement sensibles, et sans ajout de pesticides, où les phénotypes non résistants sont favorisés, ce qui limite la diffusion des résistances (Alstad et Andow 1995, Lenormand et Raymond 1998).

Si l'on veut donc être complet dans la réponse à l'énigme, il faut faire intervenir le fait que la sélection humaine des individus sans défenses est plus importante que la sélection naturelle en faveur des défenses et que l'influx migratoire d'individus porteurs de défenses venant des populations voisines. Cela peut paraître une subtilité, mais en réalité les populations naturelles sont rarement complètement isolées les unes des autres, et il est extrêmement courant que les pressions de sélection soient différentes entre populations. Si vous n'avez pas intégré l'élément « migration » dans votre explication de la différence du phénotype avec défenses, la lecture du présent ouvrage vous permettra de découvrir de très nombreux aspects de la biologie évolutive qui font intervenir la notion de métapopulation, ou de populations structurées, et qui constituent des éléments cruciaux de gestion des populations naturelles et anthropisées.

Mais même en intégrant la migration depuis les populations voisines, la réponse n'est pas encore tout à fait complète. Ainsi, dans une population sud-africaine du Parc national d'Addo, il a été démontré que c'était surtout un effet du hasard qui avait mené à la quasi-disparition des défenses *chez les femelles* (Whitehouse 2002) : la population, réduite pendant longtemps à quelques individus (11 éléphants en 1931 dont au minimum 2 et peut-être 4 moururent sans descendance), a subi un échantillonnage aléatoire d'allèles, comme il s'en produit quand on fonde une population à partir de quelques individus, ce qui a accidentellement favorisé un allèle causant (chez les femelles seulement) une absence de défenses. La population est aujourd'hui bien isolée des autres, contrairement à ce qui se passe ailleurs (par exemple au parc Kruger–Whitehouse et Harley 2001). Là encore, le lamarckisme implicite apparaît comme l'explication la plus probable

au public : pour ne citer qu'un exemple, le site d'« *Anny et Charles autour du monde* » (Anny et Charles 2009), qui présente une petite vidéo des éléphants au point d'eau, explique ainsi la morphologie curieuse des animaux : « *À la suite de ce carnage [juste avant 1931], les femelles éléphant naissent sans défenses. Chassées pour leur ivoire, elles ont voulu conserver la race, fait surprenant.* » Que le lecteur ne croie surtout pas qu'il y a lieu de se moquer du lamarckisme implicite : c'est l'explication naturelle à laquelle une personne qui réfléchit sur le vivant tente d'apporter à ce qu'elle peut observer. L'un des philosophes les plus brillants de l'époque pré-darwinienne nous en donne un bon exemple. C'est ainsi que Schopenhauer (1998) écrit : « *Pénétré de l'esprit de l'espèce et dès lors dominé par lui, [l'homme] ne s'appartient plus [...] il a pour mission spéciale d'assurer l'existence d'une postérité indéfinie* ».

En conclusion, si l'on dépasse la vision intuitive du vivant, le meilleur modèle que nous propose la biologie évolutive n'est pas réduit au seul effet de la sélection. Bien entendu, la sélection (naturelle ou artificielle) intervient, mais elle peut prendre diverses formes et varier suivant l'environnement. S'y ajoutent la migration et un phénomène peu intuitif, la dérive génétique, qui est dû en dernière analyse à un simple effet du hasard.

Le rôle du hasard est un élément fondamental de la biologie évolutive : bien souvent, le principe de parcimonie exige d'ailleurs qu'un impact de la sélection ne soit invoqué que si le hasard ne peut rendre compte des observations. Une critique importante interne à la biologie évolutive veille à limiter la tendance naturelle que l'on pourrait avoir de tout expliquer sous l'effet de la sélection naturelle (ce biais est qualifié d'« adaptationnisme »), ou de rechercher pour tout et son contraire une explication sélective que l'on ne pourrait mettre à l'épreuve. L'article de Bronner (2007) est donc fascinant à plus d'un titre : il nous renseigne tout d'abord sur la difficulté naturelle de concevoir une explication évolutive, mais il nous montre aussi que l'explication évolutive est conçue, au moins dans un grand public cultivé, sous une forme simplifiée, laissant la plus large place à un effet adaptatif de la sélection naturelle. En effet, il faut d'abord bien comprendre que la sélection n'est pas la seule pression évolutive et ensuite, que la sélection ne se réduit à un processus adaptatif simpliste où la survie du plus apte conduit nécessairement à l'adaptation. Notons au passage que la question cruciale du rapport entre sélection et adaptation est passablement obscurcie par la difficulté de s'accorder sur la notion même d'adaptation. L'adaptation peut en effet être soit un processus, soit le résultat de ce processus. Plus gênant encore, l'adaptation est pour certains auteurs complètement synonyme de sélection (et alors évidemment la question du lien entre sélection et adaptation est réglée). La question que nous posons ici est celle que le langage commun suggère : est-ce que le processus de sélection naturelle aboutit nécessairement à une population dont les individus réussissent mieux dans un environnement donné, en termes de survie ou de reproduction ? Pour répondre à cette question, il faut sortir des exemples académiques les plus élémentaires, que ce soit la sélection des éléphants sans défenses, ou des papillons noirs sur les écorces sombres, ou des insectes résistants aux insecticides. Pour rester dans le concret, nous allons nous focaliser sur le phénomène de l'empreinte génomique et sur la principale explication évolutive qui a été proposée pour en rendre compte.

L'empreinte génomique a été découverte dans plusieurs groupes d'organismes dispersés dans l'arbre du vivant, comme par exemple les mammifères, les angiospermes et certains insectes (Sha 2008). Elle consiste en une expression différentielle, dans un embryon, des gènes reçus respectivement du père ou de la mère. Les mécanismes de cette expression différentielle sont étudiés depuis longtemps, et de nombreux résultats permettent de préciser quelles réactions biochimiques sont impliquées. Cependant, quand on recherche une réponse simple à la question — pourquoi observe-t-on le phénomène de l'empreinte génomique ? — la réponse considérée comme la plus satisfaisante est généralement celle qui a été apportée par D. Haig (Moore et Haig 1991) : dans un embryon, les gènes hérités du père et de la mère ne sont pas sélectionnés pour déterminer le même niveau de prélèvement de ressources à partir de la mère.

Le raisonnement de biologie évolutive justifiant ce résultat est le suivant : dans beaucoup de cas (en dehors de régimes de reproduction où les couples sont très durables et fidèles), une mère donnée aura au cours de son existence des descendants issus de plusieurs pères différents, et ces descendants se retrouveront en compétition pour les ressources issues de la mère (chez les chats domestiques urbains par exemple, dans environ ¾ des portées, les chatons « frères » sont en réalité issus d'au moins 2 pères différents : [Say et al. 1999] et ce phénomène, mais c'est rarissime, peut aussi se produire dans l'espèce humaine...). Imaginons deux descendants de deux pères différents dans une même portée, différant par l'expression des gènes d'origine paternelle. Considérons que le descendant du deuxième père a une expression génétique un peu différente, amenant à prélever plus de ressources auprès de la mère. Ce variant mènera à un nouveau-né ayant bénéficié de plus de ressources, donc *a priori* plus robuste que les autres descendants de la mère, qui eux auront pâti de l'existence du variant « gourmand ». Au passage, la durée de vie de la mère et son nombre total de descendants risquent de pâtir de cette ponction trop forte. On s'attend donc à ce que le variant d'expression le plus « gourmand » ait plus de succès reproducteur et qu'il envahisse ainsi, petit à petit, la population (même si la démographie de la population risque de souffrir de cette distribution inégale des ressources entre les petits).

La situation est complètement différente si l'on regarde l'expression des gènes d'origine maternelle : par définition, le gène d'origine maternelle présent dans un embryon se trouve dans un grand nombre des frères et sœurs d'un individu donné (en gros un sur deux si la mère est hétérozygote). En conséquence, un variant d'expression, à expression maternelle cette fois, et spoliateur des ressources maternelles, a toutes les chances de diminuer sa transmission en diminuant la survie de ses frères et sœurs qui portent la même information que lui. Autrement dit, l'expression des gènes issus de la mère est sélectionnée pour maximiser le nombre total de descendants produits par la mère.

Finalement, dans un embryon, un gène d'origine paternelle est d'autant mieux transmis que son expression est modifiée pour augmenter le prélèvement de ressources maternelles, alors qu'un gène d'origine maternelle est d'autant mieux transmis que son expression est modifiée pour décroître le prélèvement de ressources maternelles. Il en résulte un conflit évolutif, qui se traduit par une différence d'expression des gènes.

L'exemple de l'empreinte génomique et de son explication évolutive est instructif à plus d'un titre : elle nous montre d'abord plusieurs facettes des raisonnements de biologie évolutive. L'explication proposée nécessite de faire intervenir le succès d'une information, qui correspond dans ce cas particulier à un type de modulation de l'expression génétique. Le succès de l'information n'est pas identifiable au succès reproducteur d'un individu : par exemple, si un des petits d'une portée accapare toutes les ressources maternelles aux dépens de ses demi-frères et demi-sœurs, cela aura des conséquences positives pour lui, individuellement. Mais la question importante pour comprendre la sélection dans ce cas de figure est de savoir si les gènes qu'il porte vont voir leur fréquence augmenter ou non. Et la réponse diffère suivant le déterminisme du phénotype : si la spoliation est déterminée par l'expression des gènes issus de la mère, elle est contre-sélectionnée (le spoliateur et ses frères et sœurs extorquent beaucoup de ressources à leur mère, qui fera au total moins de descendants), si elle est déterminée par l'expression des gènes issus du père, elle est sélectionnée positivement (le père laisse des spoliateurs dans beaucoup de portées, où ils accaparent les ressources et donnent des individus plus robustes que la moyenne).

Les entités sélectionnées sont donc bien les gènes, et non les individus, et pour comprendre le phénomène de sélection, il faut tenir compte des autres copies du même gène présentes dans la population (un phénomène fondamental pour bien comprendre l'évolution de la coopération ou des interactions au sein de groupes sociaux). En outre, il est facile de comprendre, au vu de cet exemple, que la sélection naturelle n'aboutit pas forcément au bien de la population : dans cette situation comme dans bien d'autres, la compétition pousse à la spoliation des semblables, ce qui va rarement dans le sens de l'intérêt général (une vérité qui dépasse de beaucoup le cadre de la biologie évolutive, Nash 1951).

L'exemple de l'empreinte génomique illustre aussi la différence entre d'une part les explications de nature mécaniste et physique qui amènent à se focaliser sur la succession immédiate des événements et à rechercher les liens de causalité entre eux et d'autre part, les explications de nature évolutive qui mettent en avant un schéma général qui peut recouvrir des mécanismes élémentaires très variables. La théorie de Haig ne nous dit rien sur le « comment » de la modification de l'expression génétique. Par exemple, elle ne fait pas intervenir un mécanisme immédiat, comme par exemple la structure de la chromatine dans tel ou tel type cellulaire, même si cette structure peut jouer un rôle dans certaines des manifestations de l'empreinte génomique (cf. par exemple Paldi 2003). L'observation de mécanismes proximaux qui peuvent différer suivant les taxons, les sexes, les gènes (Sha 2008) est d'ailleurs l'un des meilleurs arguments en faveur des explications évolutives qui ont donc un pouvoir explicatif important : elles n'ont pas besoin de préciser quels sont les mécanismes moléculaires précis permettant à un phénomène d'exister, et en outre elles permettent de proposer une liste de situations dans lesquelles un phénomène est attendu, en l'occurrence pour l'empreinte génomique, quand les descendants dépendent beaucoup des ressources données par la mère et que celle-ci s'accouple avec différents mâles pour produire sa descendance (voir la revue de Wilkins et Haig 2003 sur les explications proposées à l'empreinte génomique, leurs avantages et leurs inconvénients).

Bien entendu, même si certains secteurs de la biologie évolutive peuvent encore progresser significativement indépendamment du développement de la biologie « mécanistique », pour bien des questions, c'est une véritable synergie qui s'est mise en place, nécessitant une sorte de dialogue interdisciplinaire entre biologistes de différentes sensibilités. Un des chapitres de cet ouvrage mettant le mieux en lumière cette tendance concerne ce qu'il est convenu d'appeler l'approche Évo-Dévo : pour des questions telles que l'évolution des formes, il est crucial de pouvoir s'appuyer sur la compréhension des mécanismes présidant à la morphogénèse. D'une façon générale, malgré la difficulté des programmes de recherche intégratifs ou pluridisciplinaires, ceux-ci représentent probablement l'avenir de la biologie évolutive.

Bernard Godelle,
Institut des Sciences de l'Évolution,
Université de Montpellier

ALSTAD, D.N. et ANDOW, D.A. 1995. Managing the evolution of insect resistance to transgenic plants, *Science* **268**:1394–1396.

ANNY et CHARLES. 2009. http://www.vosluisant.fr/afrique1.htm.

BAHNERS, T., SCHLOSSER, U., GUTMANN, R. et al. 2008. Textile solar light collectors based on models for polar bear hair. *SOLAR Energy Materials and Solar Cells* **92(12)**:1661-1667.

BRONNER, G. 2007. La résistance au darwinisme : croyances et raisonnements, *Revue française de sociologie* **48**:587-607.

JACHMANN, H., BERRY, P.S.M. et IMAE, H. 1995. Tusklessness in African elephants — A future trend. *African Journal of Ecology* **33(3)**:230-235.

KURT, F., HARTL, G.B. et TIEDEMANN, R. 1995. Tuskless bulls in Asian elephant *Elephas maximus*. History and population genetics of a man-made phenomenon 2nd International Meeting on Ecological Genetics in Mammals. *Acta Theriologica*: 125-143.

MOORE, T. et HAIG, D. 1991. Genomic imprinting in mammalian development— a parental tug-of-war. *Trends in Genetics* **7(2)**:45-49.

NASH, J. 1951. Non-cooperative games. *Annals of Mathematics* **54**:286-295.

OWENS, D. et OWENS, M. 2005. Comeback kids. *Natural history* **114(6)**:22-25.

PALDI, A. 2003. Genomic imprinting: Could the chromatin structure be the driving force. *Current Topics in Developmental Biology* **53**:115-138.

SAY, L., PONTIER, D. et NATOLI, E. 1999. High variation in multiple paternity of domestic cats (*Felis catus L.*) in relation to environmental conditions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **266(1433)**:2071-2074.

SHA, K. 2008. A mechanistic view of genomic imprinting. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* **9**:197-216.

SCHOPENHAUER, A. 1998. *Le monde comme volonté et comme représentation*, traduction A. Burdeau, Paris, *PUF*.

WHITEHOUSE, A.M. 2002. Tusklessness in the elephant population of the Addo Elephant National Park, South Africa. *Journal of Zoology* **257**:249-254.

WHITEHOUSE, A.M. et HARLEY, E.H. 2001. Post-bottleneck genetic diversity of elephant populations in South Africa, revealed using microsatellite analysis. *Molecular Ecology* **10(9)**:2139-2149.

WILKINS, J.F. et HAIG, D. 2003. What good is genomic imprinting: The function of parent-specific gene expression. *Nature Reviews Genetics* **4(5)**:359-368.

1

Origine et histoire de la vie

Sous la direction de :

Avec la participation de :
Purificación López-García[1]
David Moreira[1]
Karim Benzerara[2]
Laurent Boiteau[3]
Carlos Briones[4]
Romain Derelle[5]
Philippe Deschamps[1]
Jonathan Lombard[6]
Hervé Martin[7]
Robert Pascal[3]
Iñaki Ruiz-Trillo[8]
Franck Selsis[9]

Sous la direction de : Purificación LÓPEZ-GARCÍA et David MOREIRA[1]

INTRODUCTION

La plus grande partie de la diversité biologique sur Terre se trouve dans le monde microbien. Ceci n'a rien d'étonnant si l'on tient compte de la dimension temporelle ; en effet, pendant la plupart de l'histoire de la vie sur Terre, seul des organismes microscopiques faisaient partie de la biosphère, les organismes macroscopiques comme les animaux et les plantes n'étant apparus que très récemment en comparaison. Cette diversité se décline à deux niveaux :

[1] *Unité d'Ecologie, Systématique et Evolution, CNRS UMR 8079, Université Paris-Sud, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400 Orsay, France*
[2] *Institut de Minéralogie, de Physique des Matériaux et de Cosmochimie, CNRS UMR 7590, Sorbonne Université, 75252 Paris, France*
[3] *Institut des Biomolécules Max Mousseron, UMR 5247, CNRS Université de Montpellier, 34095 Montpellier, France*
[4] *Centro de Astrobiología (CSIC-INTA), 28850 Torrejón de Ardoz, Madrid, Espagne*
[5] *Center for Genomic Regulation (CRG), Université Pompeu Fabra, 08003 Barcelona, Espagne*
[6] *College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, EX4 4QD Exeter, Royaume Uni*
[7] *Laboratoire Magmas et Volcans, Université Blaise Pascal, 63038 Clermont-Ferrand, France*
[8] *Institut de Biologia Evolutiva, CSIC, Université Pompeu Fabra, 08003 Barcelona, Espagne*
[9] *Laboratoire d'Astrophysique de Bordeaux, CNRS, INSU, Université Bordeaux 1, 33271 Floirac, France*

- phylogénétique – tous les organismes vivants sont apparentés et l'on peut établir des relations évolutives entre eux à travers des analyses de phylogénie moléculaire (cf Chapitre 5) de gènes très conservés, tels les gènes d'ARN 16S/18S de la petite sous-unité du ribosome ; l'analyse de ces gènes marqueurs à partir des espèces décrites et/ou cultivées (c'est à dire, isolées et maintenues en culture pure au laboratoire, ce qui rend possible l'étude des propriétés phénotypiques et la classification taxonomique traditionnelle) mais aussi à partir des organismes non-cultivés présents dans l'environnement a permis de révéler la véritable étendue de la diversité sur Terre, qui se regroupe dans trois grands domaines du vivant : archées, bactéries et eucaryotes (**Encadré 1**).
- écologique – les modes de vie des différents organismes sont extrêmement variés tant du point de vue de la façon d'obtenir de l'énergie libre et du carbone (du « métabolisme » ; **Encadré 2**) et des limites physico-chimiques de la vie, que l'on sait aujourd'hui beaucoup plus extrêmes qu'on ne le pensait (**Encadré 3**), qu'en terme des cycles de vie et des interactions avec d'autres organismes.

Toutefois, malgré cette diversité, certains éléments centraux sont communs à l'ensemble des organismes vivants, notamment les bases de la biochimie cellulaire (les mêmes 20 acides aminés pour synthétiser les protéines, les mêmes polymères portant de l'information génétique, l'ADN et l'ARN) et un même code génétique, en dépit de quelques modifications secondaires. Ces éléments soutiennent l'idée d'une origine commune de la vie ou du moins d'un même ancêtre commun universel à l'ensemble des organismes actuels. Comment la vie est-elle apparue et s'est diversifiée pour donner naissance à l'incroyable variété d'organismes que l'on connaît actuellement ?

L'étude scientifique de l'origine de la vie devient possible à partir de la fin du XIX^{ème} siècle. C'est alors que l'on commence à avoir à la fois les éléments conceptuels et les moyens expérimentaux pour aborder la question d'une origine naturelle de la vie. D'une part, Louis Pasteur avait réfuté expérimentalement l'existence de la génération spontanée dans les années 1860 : les espèces ne se forment pas de novo (il était *vitaliste* ; la vie, tout comme la matière organique, pouvait seulement venir de la vie). En même temps, Charles Darwin avait publié *L'origine des espèces* en 1859, où il proposait un mécanisme très puissant pour expliquer la transformation des espèces au cours du temps : la sélection naturelle agissant sur des variants au sein des populations et à travers de générations. La logique de sa pensée le conduit à exprimer dans une de ses lettres l'idée qu'il n'ose pas formuler dans son livre : « *Mais si (et oh !, quel grand si) nous pouvions concevoir, dans quelque petite mare tiède, en présence de toutes sortes de sels d'ammoniac et d'acide phosphorique, de lumière, de chaleur, d'électricité, etc., qu'un composé de protéine fût chimiquement formé, prêt à subir des changements encore plus complexes...* ». D'autre part, d'immenses progrès avaient été réalisés en chimie organique, biochimie et cytologie. Il était désormais possible de formuler la question de l'origine de la vie dans des termes scientifiques abordables et de chercher ses causes naturelles (Fry 2000).

Diverses disciplines peuvent apporter des éléments pour comprendre la transition du non-vivant au vivant à travers deux approches complémentaires. D'un côté, l'astrophysique et la chimie cherchent à expliquer la formation des atomes et des molécules dans les différents corps de l'univers ; la chimie prébiotique s'intéresse plus particulièrement à étudier les molécules élémentaires les plus plausibles sur la Terre primitive, leurs interactions et comment les macromolécules qui font partie des systèmes d'intérêt biologique ont pu être synthétisées et conduire à la formation des toutes premières cellules. On parle dans ce cas d'approches *bottom-up*. A l'inverse, la biologie, et plus particulièrement la génétique, la biologie moléculaire, la biochimie, la génomique comparative et la phylogénie moléculaire, permettent de déceler les composantes universelles des organismes actuels, de retracer leur évolution et d'inférer les caractéristiques ancestrales des premiers organismes. On parle alors d'approches *top-down*. La géologie, quant-à-elle, contribue à la fois à l'approche *bottom-up*, en essayant de déterminer les conditions environnementales de la Terre primitive, et à l'approche *top-down*, au travers de l'exploration du registre fossile (paléontologie).

Bien que ces deux types d'approches aient pour aspiration commune de construire un récit complet qui assure la continuité entre le monde minéral et la vie, il y a une différence importante entre les deux. Les approches *bottom-up* ont pour ambition de fournir un modèle physico-chimique plausible de l'apparition des premières formes de vie. Décider à partir de quel moment un système peut être considéré vivant est difficile, surtout si l'on imagine un continuum de complexité moléculaire croissante ; il l'est moins si, à un moment donné, une ou plusieurs propriétés émergentes apparaissent dans le système conduisant à une forme de transition de phase entre des réseaux chimiques plus ou moins complexes et les premiers systèmes biologiques à proprement parler (**Figure 1**). Quoi qu'il en soit, les lois de la physique et de la chimie étant les mêmes dans l'univers, les approches *bottom-up* pourraient nous renseigner non seulement sur l'origine de la vie sur Terre mais sur celle de toutes autres formes de vie ailleurs dans l'univers. Elles pourraient même contribuer à concevoir, par des approches de la biologie synthétique, des nouvelles formes de vie. Par contre, les approches *top-down* ont une composante historique et contingente beaucoup plus importante. Elles ont pour ambition de reconstruire l'origine et l'histoire de la vie sur Terre. Puisque le seul exemple de vie que l'on connaisse à ce jour est celui de la vie terrestre, les deux approches convergent actuellement vers un même objectif.

1. L'ENVIRONNEMENT DE LA TERRE PRIMITIVE

1.1 Le Système Solaire et la Terre primitive

1.1.1 La formation du Système Solaire

Il y a 4,57 Ga (milliards d'années), suite à l'explosion d'une supernova dans la galaxie de la Voie Lactée, un nuage interstellaire s'est effondré sur lui-même sous l'effet de la force de gravitation. La plus grande partie de la matière (gaz et poussière) qui le constituait a alors convergé vers son centre

Encadré 1

La diversité et la classification du vivant

De l'antiquité au XIX[ème] siècle, les êtres vivants connus étaient classés en 2 ou 3 règnes : les plantes, les animaux et les champignons (les champignons étant parfois inclus dans le règne des plantes). Puis l'invention et le perfectionnement du microscope ont permis d'identifier un grand nombre d'organismes unicellulaires jusqu'alors inconnus. Ces espèces unicellulaires ont alors été regroupées dans un autre règne appelé Protista par Ernst Haeckel (1866). Par la suite, de nombreuses classifications ont été proposées dont celle à 5 règnes de Whittaker (1969) qui comprenait les animaux, les plantes, les champignons, les protistes (essentiellement les eucaryotes unicellulaires) et les monères (Monera) ou bactéries. Dans toutes ces classifications les bactéries et les protistes étaient interprétés comme un stade primitif, une étape évolutive (ou « grade évolutif ») conduisant aux organismes multicellulaires. Cette vision linéaire de l'évolution de formes primitives simples aux formes évoluées complexes, héritée de la *scala naturae* et en contradiction profonde avec la théorie de l'évolution de Darwin a persisté jusqu'à la fin du XX[ème] siècle. Ces classifications obsolètes du vivant en règnes définis *a priori* a pris fin avec l'avènement de la phylogénie moléculaire.

La division actuelle des organismes dans trois domaines du vivant, **Bacteria** (bactéries), **Archaea** (archées, anciennement archéobactéries) et **Eucarya** (eucaryotes), a été établi par Carl R. Woese (1990). Initialement basée sur des analyses de phylogénie moléculaire des ARN de la petite sous-unité du ribosome, cette classification tripartite du vivant est actuellement confirmée par l'analyse d'autres gènes marqueurs, de séquences de génomes et de caractéristiques biochimiques et structurelles. Les bactéries et les archées sont des **procaryotes**, microorganismes unicellulaires de structure et morphologie simples, mais possédant une grande diversité métabolique. Les **eucaryotes** ont une structure cellulaire plus complexe et sont majoritairement unicellulaires, même si la multicellularité est apparue de manière indépendante dans plusieurs groupes. L'exploration de la diversité microbienne par des méthodes moléculaires et métagénomiques a mis en évidence l'existence d'une variété importante de nouvelles lignées microbiennes procaryotes et, en moindre mesure eucaryotes, pour lesquelles on ne dispose pas encore de représentants cultivés ou décrits (Madigan *et al.*, 2014).

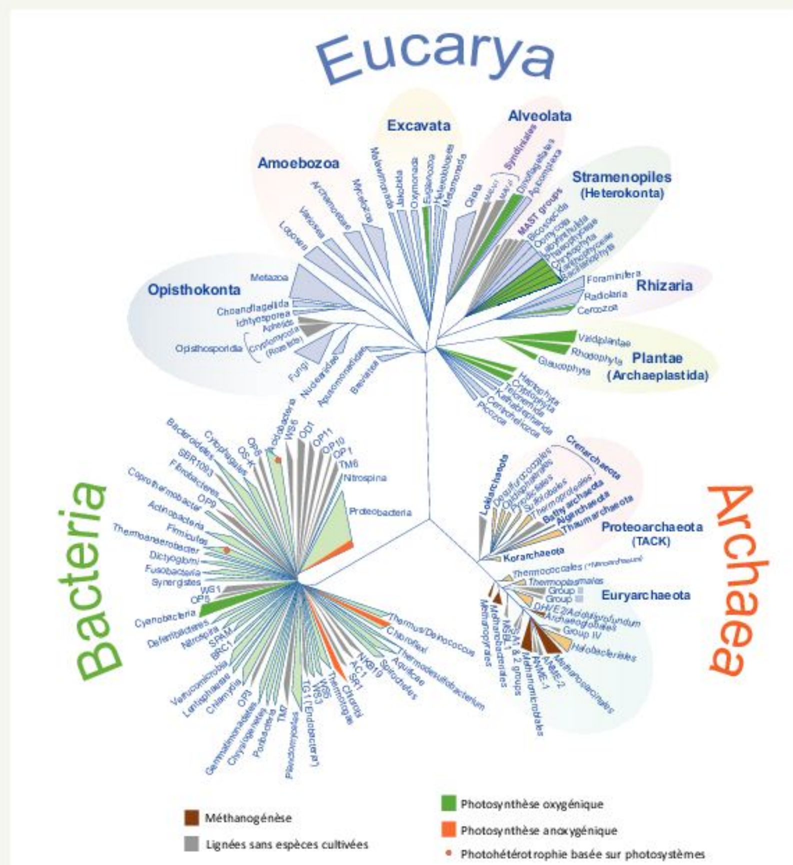
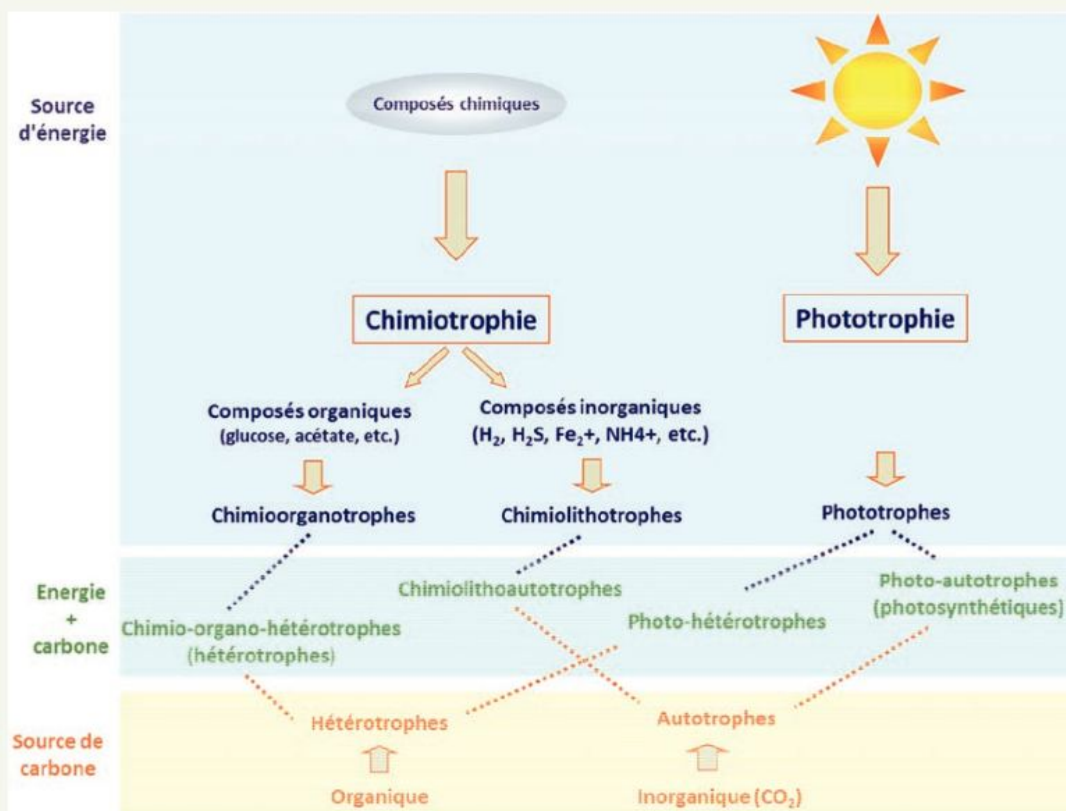


Schéma montrant l'arbre phylogénique du vivant basée sur des gènes conservés.

Encadré 2

La diversité métabolique du vivant

Tout organisme vivant a besoin d'une source d'énergie libre et d'une source de carbone pour fabriquer sa matière organique, en plus d'un nombre varié d'oligoéléments. L'obtention d'énergie est essentiellement basée sur des réactions d'oxydoréduction (réactions redox) qu'on appelle respirations. Ces réactions redox entraînent la formation d'un gradient de H^+ à travers la membrane plasmique qui est ensuite exploité pour générer de l'ATP grâce au gradient chimiosmotique. Les différents organismes actuels, et plus particulièrement les procaryotes, sont capables d'utiliser la plupart des couples de donneurs et d'accepteurs (le plus efficace étant l'oxygène, mais ce n'est pas le seul) d'électrons disponibles sur Terre. La fermentation est une transformation incomplète des molécules organiques en absence d'oxygène et d'autre accepteur d'électron externe menant à la formation d'ATP par phosphorylation au niveau du substrat. Quatre voies principales (et des variations) de fixation de C sont aujourd'hui connues.



Classification des organismes en fonction de leur source d'énergie, de leur source de matière et de la combinaison des deux.

Types de donneurs et accepteurs d'électrons connus.

Donneurs d'e^-	*Accepteurs d'e^-*
Composés organiques réduits, H_2O, H_2S, $S_2O_3^{2-}$, S^0, H_2, Fe^{2+}, CH_4 & dérivés C_1, NH_4^+, NO_2^-, Mn^{2+}, FeS_2, $FeCO_3$, HPO_3^{2-}	Fumarate et autres composés organiques oxydés, DMSO, $NA(D)P^+$, O_2, S^0, SO_4^{2-}, CO_2, Fe^{3+}, CrO_4^{4+}, acides humiques oxydés, Mn^{4+}, UO_2^{2+}, SeO_4^{2-}, AsO_4^{3-}, triéthylamine

Encadré 3

Les limites physico-chimiques de la vie

Au cours de l'évolution, les organismes vivants se sont adaptés à une multitude d'environnements tant que les conditions physico-chimiques le permettent. On qualifie d'extrêmophiles les organismes qui vivent près de ces frontières physico-chimiques au delà desquelles la vie n'est plus possible (photos P. López-García & D. Moreira).

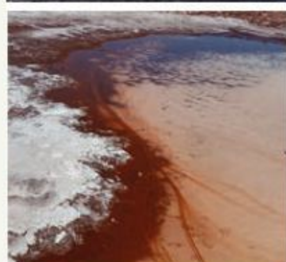
Paramètre physico-chimique	Type d'organisme	Définition / Croissance optimale	Exemples d'habitat
Température	Hyperthermophile	> 80 °C	Systèmes hydrothermaux sous-marins et continentaux Geysers
	Thermophile	60°-80 °C	Solfatares Subsurface océanique et continentale profonde
	Psychrophile	< 5 °-10 °C	Océan profond Calottes polaires et banquise Neige et haute montagne Permafrost
pH	Acidophile	pH < 2-3	Mines Sources chaudes acides Solfatares
	Alcaliphile	pH > 9-10	Lacs de soude Sources chaudes alcalines
Salinité	Halophile	Forte concentration de sel (~2-5 M NaCl)	Marais salants Certains lacs de soude (de type Natron) Saumures marines Evaporites, mines de sel
Pression	Barophile (Piézophile)	Forte pression	Océan profond Subsurface profonde
Dessiccation	Xérophile	Extrême sécheresse	Déserts chauds et froids Salines
Radiation	Radiotolérant	Supporte fortes doses de radiation ionisante, UV...	Déchets radioactifs Mines naturellement radioactives Déserts, marais salants, haute montagne
Métaux	Métallotolérant	Supporte fortes concentrations de métaux	Mines Aquifères contaminés par des métaux Déchets industriels



Source chaude du champ hydrothermal de « El Tatio », Chili



Fond océanique profond (> 1000 m), un environnement froid et soumis à une forte pression



Organismes halophiles (couleur rouge) vivant dans le Salar d'Atacama, désert de l'Atacama, Chili



Rio Tinto (Espagne), une rivière acide (pH 2-2,5) et chargée en métaux, notamment du fer et de l'arsenic

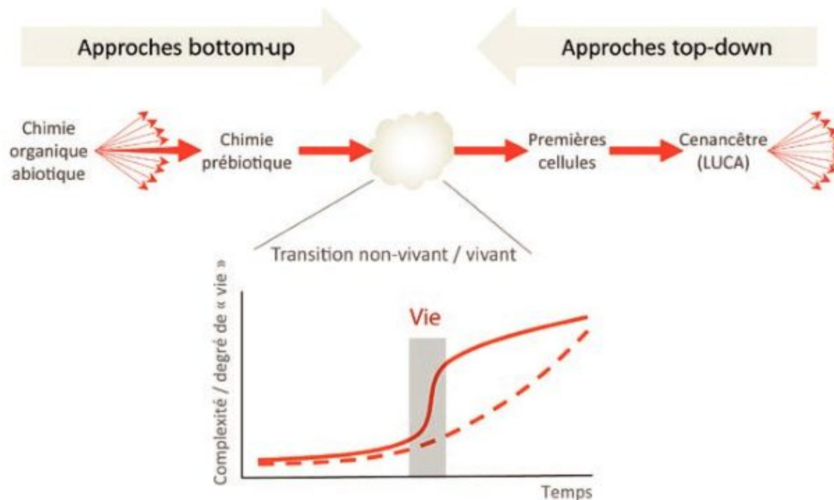


Figure 1 Succession d'étapes dans l'origine et l'évolution précoce de la vie et approches pour l'étudier. Les courbes représentent deux scénarios possibles de transition du non-vivant au vivant ; soit la vie résulte d'un continuum de complexification de systèmes chimiques prébiotiques (trait pointillé) soit elle est la conséquence d'une forme de transition plus rapide due à l'apparition des propriétés émergentes du système (trait continu).

formant ainsi « l'embryon » de notre futur Soleil. Le reste de la matière du nuage, va, sous l'effet de la rotation du système, se concentrer dans un disque connu sous le nom de disque circumsolaire ou disque protoplanétaire. Ces évènements se sont déroulés en moins de 100 000 ans. Le « protosoleil » va grossir rapidement, principalement aux dépens du disque, mais, en même temps, il va éjecter de la matière dans le vide interstellaire sous forme de jets bipolaires, les astronomes appellent cette étape de la formation stellaire, le stade *T-Tauri* (Montmerle *et al.* 2006).

Après environ 1 Ma (million d'années) les grains de poussières qui forment le disque protoplanétaire vont s'agréger, ces agrégats grossissent alors rapidement pour donner des planétésimaux. Ces derniers sont des corps planétaires de petite masse et dont le rayon est de l'ordre de 1 à quelques kilomètres ; ils vont s'attirer les uns les autres et donc entrer en collision, ce qui pourra avoir deux effets antagonistes : 1) engendrer des corps plus gros, tels que les planètes géantes (Jupiter, Saturne, Uranus et Neptune) formées dans les parties externes du disque, là où les glaces dominent ; 2) briser les corps déjà formés et dont les débris donneront naissance aux météorites. Cet épisode a duré environ 1 Ma. A l'instar de nombreuses exoplanètes, à peine formées, Jupiter, puis Saturne ont amorcé une migration vers le Soleil qui les amènera jusqu'à la place occupée aujourd'hui par Mars. Par attraction gravitationnelle elles ont alors, sur leur passage, « nettoyé » le disque protoplanétaire. L'entrée en résonance orbitale 3:2 de ces deux planètes (Jupiter accomplissant trois révolutions autour du Soleil pendant que Saturne en effectue exactement 2), a non seulement stoppé leur mouvement héliotrope, mais les a aussi forcées à migrer ensemble vers l'extérieur du système (Walsh *et al.* 2011).

C'est après cette période, et en moins de 100 Ma, que les planétésimaux situés dans la partie la plus interne du disque protoplanétaire, ont donné naissance aux quatre planètes telluriques (Mercure, Vénus, la Terre et Mars). Les collisions deviennent alors plus rares, cependant, c'est la collision entre la Terre et un objet de masse analogue à celle de Mars (Théia) qui a conduit à la formation de la Lune (Canup et Asphaug 2001).

1.1.2 La différenciation de la Terre

Formation du noyau

Après sa formation, la Terre était homogène et ne présentait pas encore de structure en couches. Toutefois, c'est très peu de temps après l'accrétion que, sous l'action de la gravité, le noyau métallique dense s'est séparé du manteau silicaté moins dense. Cet évènement a eu lieu seulement ~30 Ma après l'accrétion comme l'a montré l'étude de l'isotope ^{182}W (Kleine *et al.* 2004).

Aujourd'hui, c'est la cristallisation et la rotation d'un noyau interne solide dans un noyau externe liquide, et donc les mouvements de convection ainsi générés, qui sont à l'origine du champ magnétique terrestre. Si la formation d'un noyau métallique est une condition nécessaire elle n'est pas à elle seule suffisante pour permettre l'apparition d'un champ magnétique ; la question se pose donc de savoir quand celui-ci est apparu. Sur Mars le champ magnétique est apparu immédiatement après la formation du noyau et il a cessé d'être actif après 4,1 Ga[1] (Lillis *et al.* 2008). Sur la Lune des roches âgées de 4,2 Ga ont enregistré la trace d'un champ magnétique (Garrick-Bethell *et al.* 2009). De même, des mesures effectuées sur des cristaux de zircon terrestres datés de 4,4 à 4,35 Ga semblent montrer, malgré certaines imprécisions (Tarduno *et al.* 2014), qu'ils ont, eux aussi enregistré la trace d'un champ magnétique hadéen (Tarduno et Cottrell 2013). L'existence d'un champ magnétique constitue une condition préalable à l'apparition et au développement de la vie. En effet, il protège la planète des particules ionisées du vent solaire dont l'effet est létal pour les organismes vivants. C'est donc très tôt dans l'histoire de la Terre, quasi immédiatement après sa formation, que les conditions ont été réunies pour que ce parapluie protecteur puisse se déployer.

L'océan magmatique

La Terre est, dans un sens géologique, une planète vivante dont la surface est perpétuellement remodelée depuis

[1]. En géologie, les dates absolues sont données par rapport au présent (défini comme étant 1950 AEC). 1 Ga (Giga-annum) équivaut à 10^9 années mesurées depuis le présent.

4,57 Ga, que ce soit par la tectonique des plaques ou par l'érosion. Ces mécanismes ont ainsi malheureusement effacé la mémoire directe des 500 premiers Ma de son histoire. En conséquence, c'est l'étude comparative de l'histoire primitive de la Lune qui, après les premières explorations humaines, a permis de conclure à un évènement planétaire de fusion des silicates qui a conduit à la formation d'un océan magmatique.

Lors de l'accrétion terrestre, l'énergie cinétique des impacteurs s'est transformée en énergie thermique, provoquant une importante augmentation de température. A cela s'est ajoutée l'énergie provenant de la désintégration de certains isotopes radioactifs (^{235}U, ^{238}U, ^{232}Th, ^{40}K). En d'autres termes, les énergies disponibles immédiatement après l'accrétion étaient considérables et largement suffisantes pour faire fondre intégralement une bonne partie du manteau planétaire, ce qui, sur Terre a donné naissance à un océan magmatique dont la profondeur a pu dépasser 1 000 km. L'analyse du ^{142}Nd dans des basaltes du Groenland (Boyet et Carlson 2005) a permis de démontrer qu'un évènement de fractionnement de silicates s'était produit à l'échelle de l'ensemble de la Terre au cours de ses 100 premiers Ma d'existence. La cristallisation, puis la sédimentation de minéraux dans un magma est le seul mécanisme capable de rendre compte de ce fractionnement. Le mécanisme étant d'ampleur planétaire implique que le réservoir de magma était lui aussi global : un océan magmatique. L'existence d'une croûte continentale et d'océans d'eau liquide dès 4,40 Ga démontre que cet océan magmatique était alors totalement cristallisé à 4,4 Ga. Il a aussi été montré que sur la Lune, l'océan magmatique était lui aussi refroidi avant 4,37 Ga (Gaffney et Borg 2014). Enfin, l'existence d'un océan magmatique précoce à certainement facilité la migration du fer lors de la différenciation noyau-manteau.

La première croûte continentale

Jusqu'au début du XXI^{e} siècle, il était communément admis qu'avant 4,0 Ga les conditions qui régnaient à la surface de la Terre, étaient infernales (océan magmatique, bombardement météoritique…), d'où le nom d'Hadéen (de Hadès maître des Enfers) attribué à cette période. Notre vision actuelle est beaucoup moins catastrophiste.

Tout d'abord, la composition isotopique des roches les plus anciennes connues (Gneiss d'Acasta, Canada : 4,05 Ga (Mojzsis *et al.* 2014), montre qu'elles ont été engendrées par la fusion d'un manteau appauvri, c'est-à-dire dont avait déjà été extrait de la croûte continentale. Cette conclusion est confortée par le fait que certains cristaux de zircon d'Acasta ont cristallisé autour de cristaux de zircon beaucoup plus anciens dont l'âge est de 4,2 Ga (Iizuka *et al.* 2006).

Enfin, en 2001, il a été découvert que des sédiments détritiques âgés d'environ 3 Ga et affleurant à Jack Hills, en Australie, contenaient des cristaux de zircon dont l'âge allait de 4,0 à 4,35 Ga, un échantillon ayant même donné un âge de 4,40 Ga (Wilde *et al.* 2001). Les roches dans lesquelles ces minéraux ont cristallisé ont été érodées, et seuls les cristaux de zircon (minéraux très résistants) ont été préservés. A l'instar des autres minéraux magmatiques, au cours de sa croissance, le zircon incorpore quelques-uns des autres minéraux qui se forment en même temps que lui. A Jack Hills il s'agit, entre autres, de petits cristaux de quartz, de plagioclase, de feldspath potassique, de hornblende et de biotite. Tous ces minéraux sont les composants essentiels des granites, eux-mêmes constituants quasi exclusifs de la croûte continentale (**Figure 2**). Cette dernière a donc commencé à se former sur Terre dès 4,4 Ga et sa genèse s'est poursuivie de manière quasi continue jusqu'à nos jours.

Les premiers océans

Les rapports isotopiques de l'oxygène (δ^{18}O) des zircons de Jack Hills sont élevés ce qui indique que la roche qui a fondu pour donner leur magma hôte, avait réagi à basse température avec de grands volumes d'eau liquide (Mojzsis *et al.* 2001). L'étude des isotopes du lithium (δ^{7}Li) de ces mêmes zircons conduit, elle aussi, à la conclusion que leur magma parent avait incorporé des matériaux de surface et interagi à basse température avec de l'eau liquide (Ushikubo *et al.* 2008). Cette conclusion est fondamentale, car elle implique que des océans d'eau liquide aient été présents à la surface de la Terre dès 4,4 Ga, soit seulement environ 150 Ma après le début de l'accrétion. Ceci implique donc que notre planète ait déjà été assez froide pour que l'océan magmatique soit cristallisé, pour que des masses continentales aient pu se former et que l'eau initialement sous forme de vapeur dans l'atmosphère ait pu se condenser pour former des océans.



Figure 2 Gneiss archéens de Sand River (Afrique du Sud), âgés de 3,3 Ga. Il s'agit de granites sodiques (roches claires) dans lesquels se sont injecté des roches basiques (roches noires), et qui ont ensuite subi un épisode métamorphique. Ce type d'affleurement est tout à fait représentatif de l'aspect que présente la croûte continentale archéenne (Photo H. Martin).

1.1.3 Le grand bombardement météoritique tardif

Jusqu'au début des années 2000, il était communément admis que la période hadéenne avait, de manière quasi continue, subi un intense bombardement météoritique. Ce scénario découlait du fait que la surface des planètes et satellites dépourvues de tectonique des plaques (Mercure, Lune…) était fortement cratérisée, attestant ainsi qu'elles avaient été précocement soumises à un bombardement météoritique intense. Un tel scénario impliquait une décroissance exponentielle du flux de météorites pendant les ~500 Ma qu'a duré l'Hadéen. L'énorme énergie cinétique libérée lors des impacts aurait ainsi été largement suffisante pour vaporiser les océans et peut être même les continents. Il en a alors logiquement été conclu que la Terre hadéenne était totalement hostile à l'apparition de la vie. Cependant certaines observations, telles que la conservation d'une croûte lunaire âgée de 4,456 Ga, et l'existence sur Terre d'une croûte continentale stable et d'océans depuis 4,4 Ga, a conduit à réviser ce scénario.

Les chercheurs pensent aujourd'hui que le bombardement météoritique, n'a été qu'un phénomène épisodique qui n'aurait duré qu'entre 4,0 et 3,85 Ga et qui aurait affecté l'ensemble du Système Solaire (Gomes *et al.* 2005). Cet évènement, aussi connu sous le nom de Bombardement massif tardif (LHB = *Late Heavy Bombarment*), résulterait d'une modification des orbites de Jupiter et de Saturne ayant déstabilisé puis entraîné l'éjection de la partie interne de la ceinture d'astéroïdes vers la partie centrale du système solaire.

Le fait que ce bombardement, bien qu'intense, ait été limité dans le temps a des conséquences fondamentales pour l'évolution de notre planète. En effet, entre ~4,4 et ~4,0 Ga, la surface terrestre n'était pas hostile comme l'atteste la présence de croûte continentale stable et d'océans. Cette période a alors été nommée « *Cool Early Earth* = Terre Primitive Froide » (Valley *et al.* 2002).

1.1.4 La Terre archéenne

Terre interne

Après le bombardement météoritique tardif, la production de chaleur interne était environ 4 fois supérieure à ce qu'elle est aujourd'hui (42 TW : TW = Térawatt = 10^{12} Watts). Cela a donné naissance à des roches magmatiques de haute température, telles que les komatiites qui ne sont connues qu'entre 4,0 et 2,5 Ga. Il s'agit de laves ultrabasiques dont la température d'épanchement est de l'ordre de 1 600 à 1 700 °C, alors que les laves actuelles sont de nature basique et ont des températures de mise en place de l'ordre de 1 250 °C à 1 450 °C (Campbell et Griffiths 2014). Ce volcanisme était accompagné d'une forte activité hydrothermale, attestée par la grande abondance des cherts archéens.

Une tectonique des plaques opérait depuis 4,0 Ga et selon certains auteurs, même possiblement depuis 4,4 Ga. Cependant, en raison des flux de chaleur plus élevés à cette époque, contrairement à aujourd'hui, ce n'est pas le coin du manteau qui fondait mais la croûte océanique subductée. Il en résulte que la croûte continentale archéenne était sodique alors que son équivalent actuel est potassique (Martin *et al.* 2005 ; Martin *et al.* 2014). De même, alors que la dimension caractéristique des plaques actuelles est de plusieurs milliers de kilomètres, à l'Archéen celle-ci était seulement de quelques centaines de kilomètres. Ces plaques plus petites étaient donc plus nombreuses et se déplaçaient plus rapidement en raison d'une convection mantellique plus vigoureuse. C'est seulement à partir de ~2,5 Ga que les mécanismes internes terrestres ont acquis des caractéristiques modernes, analogues à celles que nous connaissons encore aujourd'hui (Laurent *et al.* 2014).

Terre externe

Il y a 4,0 Ga, le rayonnement du jeune Soleil était de 27 % inférieur à ce qu'il est aujourd'hui (Gough 1981 ; Feulner 2012). Dans une telle situation, si la Terre avait possédé une atmosphère identique à celle d'aujourd'hui, la température de surface aurait dû être inférieure à 0 °C (i.e. Terre Boule de Neige, Hoffman et Schrag 2002) avant 2,0 Ga. Contrairement à cela, les roches mises en place entre 4,0 et 2,9 Ga n'ont enregistré aucune trace de glaciation globale. De même, l'étude des isotopes stables de l'oxygène et du silicium, montre, qu'avant 2,5 Ga, la température des océans était de l'ordre de 30-40 °C (Marin-Carbonne *et al.* 2014). Ce paradoxe connu sous le nom de « *paradoxe du Soleil froid* », ne peut être résolu qu'en considérant que la composition de l'atmosphère archéenne était différente et que, en particulier, elle était beaucoup plus riche qu'actuellement en gaz à effet de serre (*e.g.* CO_2, CH_4).

Si l'atmosphère archéenne était riche en gaz à effet de serre, elle était dépourvue d'oxygène. Le passage d'une atmosphère réductrice à oxydante s'est produit entre 2,4 et 2,0 Ga, cet évènement étant connu sous le nom de « *Great Oxidation Event* » (Catling 2011). Le seul mécanisme capable de produire de grands volumes d'oxygène est lié au développement des organismes vivants pratiquant la photosynthèse oxygénique (cf. paragraphe 1.3.4).

1.1.5 Habitabilité de la Terre primitive

Il est possible de résumer l'évolution de la Terre en termes d'habitabilité en 4 grandes périodes :

- de 4,568 à 4,4 Ga, un océan magmatique recouvrait la surface de la Terre, il n'y avait ni continent ni eau liquide. Cette période devait donc être défavorable à la chimie prébiotique et donc à l'apparition et au développement de la vie.
- de 4,4 à 4,0 Ga, la Terre possédait des continents, des océans d'eau liquide et était protégée du vent solaire par son champ magnétique. Toutes les conditions nécessaires à l'apparition de la vie étaient donc réunies, de telle sorte que même si nous n'avons aucune preuve d'une vie hadéenne, nous pouvons considérer que l'environnement terrestre y était potentiellement favorable.
- à partir de 4,0 Ga (Archéen) les conditions environnementales ont non seulement été favorables à l'apparition de la vie, mais ont aussi permis son développement et sa diversification.
- Seule une incertitude demeure, il s'agit de savoir quel a pu être le rôle joué par le grand bombardement tardif entre 4,0 et 3,85 Ga : son intensité a-t-elle été suffisante pour

stériliser l'ensemble de la surface de la Terre, et par conséquent pour en éradiquer toute trace d'une potentielle vie hadéenne ?

1.2 L'origine de la matière organique et la chimie prébiotique

Historiquement la chimie organique s'est développée comme la discipline associée aux substances chimiques trouvées chez les êtres vivants. Liée aux croyances vitalistes, cette définition voulait dire, d'une part, que la transformation de matière minérale en matière organique était impossible et, d'autre part, que la vie, ou tout au moins ses formes simples, pouvait apparaître spontanément dès que de la matière organique était présente. A partir du début du XIX^e siècle, cette description va progressivement être remplacée par une vision où la chimie organique est celle des dérivés du carbone et plus précisément de ceux contenant du carbone et de l'hydrogène (carbone *réduit* ; le terme « réduit » signifie ici l'opposé d'« oxydé »). Les frontières entre chimie minérale/inorganique et chimie organique se sont peu à peu estompées car, d'une part, rien de fondamental ne les sépare et, d'autre part, des domaines intermédiaires sont apparus, par exemple la chimie organo-métallique, rendant très arbitraire toute définition de frontières précises (la chimie organique peut néanmoins s'identifier comme impliquant majoritairement des objets de taille *moléculaire* formés par des liaisons *covalentes*). Mais, de son côté, la biologie va aussi s'autonomiser comme en témoigne le retentissement qu'ont eu les expériences de Pasteur dont la conclusion excluait toute génération spontanée et donc que la vie ne pouvait naître que de la vie, pourtant en contradiction avec la logique évolutive de Darwin impliquant une racine commune aux espèces biologiques (donc implicitement l'existence d'un commencement à la vie). L'origine de la vie s'est donc retrouvée associée tant en chimie qu'en biologie à des problématiques mal ou incomplètement résolues, et est souvent devenue un thème marginal voire considéré comme non scientifique.

Parallèlement, l'idée que la formation de composés organiques est un phénomène banal dans l'univers va avoir du mal à s'imposer. Pourtant, peu de temps après sa chute en 1806, la météorite d'Alais (Alès, selon l'orthographe moderne) s'avère contenir de la matière organique ; il en est de même pour celle tombée à Orgueil en 1864. Mais, à cette époque, il était plus facile de croire que ces espèces chimiques étaient le résultat de l'action d'êtres vivants présents sur d'autres corps du système solaire plutôt que celui d'une chimie *abiotique* (menant spontanément à de la matière organique sans le concours d'êtres vivants). Il va falloir attendre très longtemps pour que le caractère naturel de la chimie organique abiotique s'impose, avec l'expérience de Miller (Miller 1953), ou l'analyse de la météorite de Murchison tombée en 1969, ou encore la détection de molécules organiques dans l'espace interstellaire par radioastronomie. L'idée que la simple découverte de matière organique sur un corps de l'espace pourrait, en l'absence de tout autre argument, témoigner de la présence actuelle ou passée d'êtres vivants doit pourtant être combattue aujourd'hui avec force comme une survivance de conceptions vitalistes dépassées et ne reposant sur aucun argument scientifique.

Cette vision d'une association entre matière organique et vivant est biaisée car elle est déduite de l'environnement de la surface de la Terre qui constitue une exception dans l'Univers. Produit presqu'exclusivement par le vivant, l'oxygène moléculaire est abondant dans l'atmosphère, à laquelle il confère un caractère oxydant. La matière organique est alors thermodynamiquement instable à la surface de la Terre où elle est sujette à la combustion. L'instabilité locale n'est donc pas une propriété intrinsèque de la matière organique mais plutôt une conséquence *indirecte* de la présence de la vie (le résultat de l'activité photosynthétique oxygénique des êtres vivants eux-mêmes). Au contraire, dans des milieux chimiquement réduits (qui sont majoritaires dans l'univers car l'hydrogène en est l'élément le plus abondant), la matière organique est beaucoup moins instable et peut s'accumuler. Outre l'hydrogène, les cinq éléments les plus abondants de l'univers sont, dans l'ordre, l'hélium (He), l'oxygène (O), le carbone (C), le néon (Ne) et l'azote (N). Si l'on met à part l'hélium et le néon, classifiés sous le nom de gaz rares et chimiquement inertes, est-il si surprenant que l'on retrouve les quatre éléments restants (C, H, O, N), eux chimiquement réactifs, dans les molécules formées spontanément dans le milieu interstellaire ? Il faut souligner que l'abondance de l'hydrogène confère un caractère réducteur à ces milieux et rend possible une chimie du carbone réduit (précisément la définition moderne de la chimie organique). Si cette idée a eu tant de mal à être acceptée, c'est parce que l'hydrogène libre ou moléculaire (H_2) est quasi-absent de la surface et de l'atmosphère de la Terre, l'environnement dans lequel nous vivons. Cette absence provient du fait que les éléments que les planétologues nomment « réfractaires » (parce qu'ils tendent à se condenser en phase solide lors de l'accrétion des planètes) ont été enrichis dans les corps proches du Soleil lors de la formation du système solaire, plutôt que les éléments dits « volatils » passant facilement à l'état gazeux (et en particulier l'hydrogène, le plus léger d'entre eux qui peut s'échapper dans l'espace). Au contraire de la surface, le manteau terrestre a conservé un caractère réducteur pouvant donner localement naissance à des environnements favorables à la formation de matière organique. Les différentes sources de matière organique nécessaires à l'apparition de la vie apparaissent alors comme conséquence indirecte de la description que nous venons de faire (**Figure 3**). Il s'agit :

- soit de la matière organique provenant de l'espace et apportée sur Terre par la chute de corps à sa surface (météorites, comètes…),
- soit la formation de matière organique à partir de CO_2 sous l'effet du caractère réducteur des roches du manteau parvenant en surface sous l'effet de la tectonique des plaques et de l'activité volcanique,
- soit la formation directe de matière organique par la chimie d'une atmosphère primitive plus réduite que celle que nous connaissons aujourd'hui et qui est le résultat de l'action des êtres vivants (conséquence de la photosynthèse oxygénique).

Quelle que soit la solution choisie, nous sommes amenés à accepter l'idée que la chimie organique abiotique a précédé l'origine de la vie. Cette dernière s'est déroulée au travers de processus d'auto-organisation, et que l'on associe souvent au

terme de *chimie prébiotique*. Délimiter clairement la limite entre chimie organique abiotique et chimie prébiotique est alors une question arbitraire et la réponse qui lui est donnée varie selon les options choisies par les chercheurs. Nous utiliserons ici la définition suivante : *est prébiotique un processus que l'on suppose s'être déroulé dans des conditions postulées comme propices à l'émergence de la vie.* Ainsi, la matière interstellaire composant une comète ou une météorite arrivant sur la Terre primitive va pouvoir se retrouver impliquée dans un processus d'émergence, on pourrait alors la qualifier de prébiotique, ce qui n'était pas le cas avant sa chute dans l'atmosphère. La compréhension des processus nécessite donc de clarifier le vocabulaire utilisé, et aussi d'admettre que de nombreux domaines de la chimie organique abiotique sont très éloignés de la chimie prébiotique. Examinons maintenant les différentes voies de formation abiotique de matière organique (**Figure 3**).

1.2.1 La formation dans l'espace

Les nuages de poussières et de gaz interstellaires sont le lieu d'une synthèse quantitativement importante. Elle se produit au sein de glaces contenant des espèces minérales et des molécules simples : eau, ammoniac, méthane, dioxyde de carbone. Lorsque de tels solides, formés à des températures de l'ordre de 10 à 100 K, sont irradiés par de la lumière ultraviolette ou d'autres types de rayonnements interstellaires, des composés organiques sont formés et les plus simples d'entre eux, ceux qui peuvent passer en phase gazeuse, sont alors détectables par radioastronomie (donnant un inventaire de plus d'une centaine de composés organiques, contenant jusqu'à 13 atomes). Les grains contenant ces composés organiques ont ensuite été impliqués dans l'effondrement gravitationnel menant à un système planétaire et se retrouvent encore aujourd'hui dans les corps les moins transformés : astéroïdes et comètes, dont des fragments tombent sur Terre sous forme de météorites riches en matière organique appelées *chondrites carbonées*. Les épisodes de bombardement intense auraient alors fourni l'occasion d'un développement de la vie à partir de cette matière organique apportée sur Terre dans sa jeunesse.

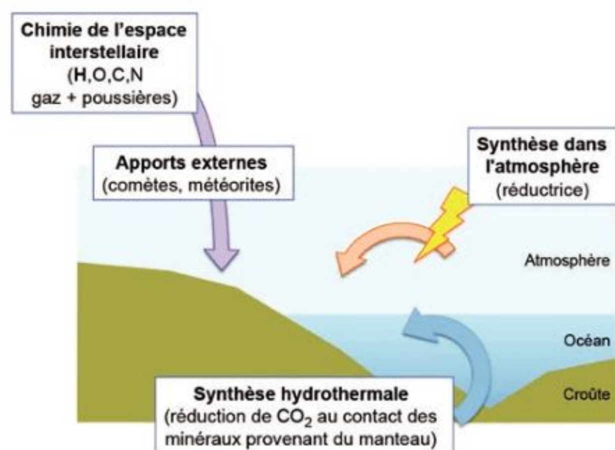


Figure 3 Différentes sources de matière organique sur la Terre primitive. L'apparition et le développement des premiers êtres vivants seraient liés à l'existence de trois types différents d'apports de dérivés chimiques réduits du carbone.

1.2.2 La synthèse dans l'atmosphère

L'absence d'oxygène dans l'atmosphère primitive peut être la source de la formation de matière organique. C'est bien cette hypothèse, formulée par Urey (1952) reprenant les visions exprimées auparavant par Oparin (1924) et Haldane (1929) qui fut à l'origine de l'expérience de Miller (1953). Sa simplicité et la non-ambiguïté du résultat ont frappé l'opinion à l'époque : il est possible de former des acides aminés, les briques élémentaires de protéines, en soumettant un mélange de gaz reproduisant la composition supposée de l'atmosphère primitive à des décharges électriques simulant l'activité orageuse. Réalisée en laboratoire, la possibilité d'une formation de matière organique dans l'atmosphère a été confirmée par l'analyse *in situ* de l'atmosphère de Titan (satellite de Saturne) par la sonde Huygens en 2005 : l'atmosphère de Titan, constituée principalement de N_2 et CH_4, est le lieu d'une formation de brumes organiques. L'expérience de Miller a ainsi marqué le début d'une approche expérimentale en chimie prébiotique. Par la suite, la composition des gaz utilisés pour cette expérience (CH_4, H_2, NH_3) a été estimée comme beaucoup trop réduite par rapport aux informations sur la composition des gaz émis par le magma primitif de la Terre (à l'époque hadéenne, soit il y a 4 milliards d'années ou plus) menant à des atmosphères basées sur le dioxyde de carbone (CO_2) et le diazote (N_2) beaucoup moins productives en matière organique sous l'effet de décharges électriques. Il se confirme par contre que le dioxygène en était quasi absent. Si la plupart des chercheurs s'accordent sur une atmosphère riche en azote, peu de moyens sont disponibles pour réellement contraindre la gamme de concentration en CO_2, probablement plus élevée que celle de l'atmosphère de la Terre actuelle, mais aussi celle de gaz réducteurs (hydrogène, méthane) ; or c'est précisément le ratio des abondances en H_2/CH_4 et CO_2 qui détermine la productivité en matière organique.

1.2.3 Les sources hydrothermales

La convection du manteau terrestre et l'activité volcanique ramènent à la surface du magma contenant des minéraux réduits qui rentrent en contact avec l'eau de mer au fond des océans ou les eaux de surface au sein de systèmes hydrothermaux sous-marins ou émergés. Ces systèmes peuvent être le lieu d'une formation de composés du carbone à l'état réduit à des températures de 150 à 350 °C. Des études thermodynamiques montrent que la formation de composés organiques comme des acides aminés est possible (Amend et Schock 1998) ; enfin un rôle catalytique des minéraux peut permettre des réactions de type Fischer-Tropsch menant à du méthane, des hydrocarbures à chaine plus longue ou des acides gras. Au-delà de cette approche thermodynamique, peu d'études expérimentales ont été conduites. La conversion d'oxydes de carbone (CO_2 et CO) et d'hydrogène (celui de l'eau, H_2O) sous l'effet de minéraux réducteurs mène donc à des solutions diluées d'espèces organiques. Toutefois, la présence de surfaces minérales permettrait de concentrer par adsorption les espèces dissoutes et de faciliter des réactions de condensation.

Ce tour d'horizon démontre que de la matière organique était présente sur la Terre primitive, mais tant la quantité de matière organique délivrée depuis l'espace que les connaissances limitées sur la composition réelle de l'atmosphère de la Terre primitive font que la quantité présente réellement en surface reste une inconnue. La reconstitution de la chimie qui pouvait se dérouler à la surface de la Terre primitive suppose donc de réaliser des expérimentations sur une gamme assez large de conditions environnementales, beaucoup moins contraintes que l'on n'avait pu le penser à l'époque où a été réalisée l'expérience de Miller.

1.3 Le registre fossile ancien

Les organismes vivants peuvent laisser dans l'enregistrement géologique des traces que l'on nomme fossiles (au sens large). La fossilisation est un processus relativement rare, qui a lieu dans des conditions environnementales exceptionnelles (par exemple, taux de sédimentation rapide, précipitation massive de minéraux, conditions réductrices, c'est-à-dire pauvres en O_2) permettant l'inclusion rapide des traces du vivant dans les roches. Ces traces sont restées identifiables dans certaines roches de plusieurs milliards d'années au niveau des socles continentaux très anciens que l'on nomme cratons, par exemple en Australie, en Afrique du Sud, au Groenland ou au Canada (Martin 2005). Il faut noter qu'aucune roche aussi vieille n'est restée constamment à la surface de la Terre. Elles ont invariablement été enfouies à plusieurs kilomètres de profondeur et ont subi une élévation de température et de pression plus ou moins forte qui les a transformées au moins en partie (on parle de métamorphisme). Longtemps, on a pensé que ces conditions détruisaient les fossiles mais il est désormais montré que des traces résistent à cette destruction (Bernard *et al.* 2007 ; Galvez *et al.* 2012). Néanmoins, ces traces sont alors en partie modifiées et c'est l'une des raisons expliquant la difficulté à les interpréter. Une autre difficulté est plus spécifique au registre fossile très ancien qui est microbien et dont les morphologies, relativement simples sont parfois très difficiles à distinguer des produits de certains processus chimiques purement abiotiques (Garcia-Ruiz *et al.* 2003).

Différents types de fossiles peuvent subsister dans l'enregistrement géologique. Ils sont abordés ci-dessous à travers des exemples qui ont été considérés comme parmi les plus vieilles traces de vie sur Terre (**Figure 4**).

1.3.1 Fossiles chimiques

Le vivant peut laisser dans le registre géologique des traces chimiques sous la forme de molécules organiques préservées ou bien de carbone réduit (carbone organique) avec une composition isotopique particulière.

Par exemple, du carbone réduit, présent sous la forme de graphite (une forme cristalline de carbone) a été retrouvé dans des roches sédimentaires métamorphisées du Groenland, à Isua, datant de 3,8 Ga. Des analyses isotopiques ont montré qu'une partie du carbone réduit présent dans ces roches était appauvri en isotope 13 relativement à l'isotope 12 du carbone. Certains processus biologiques, notamment la photosynthèse oxygénique ou anoxygénique (mais aussi la chimiosynthèse), peuvent induire un fractionnement des isotopes du carbone dans une gamme de valeurs similaires (Schidlowski 2001). Ainsi, il a été proposé qu'il s'agissait des plus vieilles traces chimiques de vie sur Terre. Cependant, plusieurs travaux ont remis en question cette interprétation, en montrant notamment qu'une partie de la matière organique avait été incorporée dans ces roches bien plus tard que leur formation et était donc issue d'un processus plus récent (van Zuilen *et al.* 2002). De plus, il a été montré que certains processus purement abiotiques, se déroulant lors du métamorphisme, qui fut élevé dans le cas des roches d'Isua (T_{max} = 550°C et une profondeur d'enfouissement maximale de l'ordre de 15 km) pouvaient conduire à la formation de graphite avec des compositions isotopiques appauvries en carbone 13.

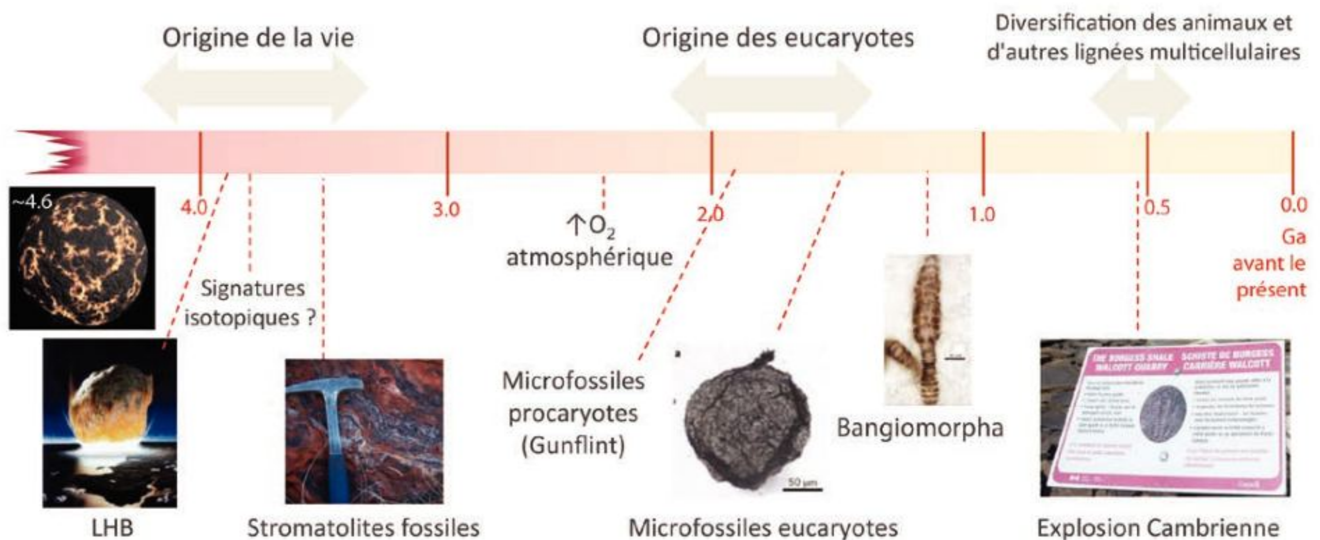


Figure 4 Flèche du temps indiquant la date probable des quelques évènements d'évolution biologique et des traces du registre fossile ancien. LHB, (late heavy bombardment), dernier grand bombardement météoritique.

Dans d'autres cas où les roches ont subi un métamorphisme moins poussé, des molécules organiques, souvent des lipides constituant initialement les membranes des organismes, particulièrement récalcitrantes à la dégradation, ont pu être en partie préservées. Les fonctions chimiques les plus labiles de ces macromolécules ont disparu au cours du vieillissement de la roche, mais leur cœur, reconnaissable, reste préservé. Il est admis, dans la limite de nos connaissances actuelles, que ces molécules sont plus ou moins spécifiques de groupes taxonomiques, on parle donc de biomarqueurs (Summons *et al.* 1994). La mesure additionnelle de leur composition isotopique complète le diagnostic. Ainsi, la détection de biomarqueurs tels que les 2α-methylhopanes et les stéranes dans des stromatolites d'Australie datés de 2,7 Ma avait par exemple conduit à proposer respectivement que des cyanobactéries et des eucaryotes coexistaient dès cette date sur Terre (Brocks *et al.* 1999). Ces fossiles ont permis à certains auteurs de proposer des jalons temporels sur l'arbre du vivant (Brocks *et al.* 2003). Cependant, des analyses isotopiques ultérieures ont montré que ces biomarqueurs n'étaient pas contemporains du reste de la matière organique de ces roches et qu'il s'agissait donc d'une contamination postérieure à 2,7 Ga (Rasmussen *et al.* 2008). Cet exemple illustre bien une des difficultés associées à l'étude du registre fossile ancien. A ce jour, les plus vieux biomarqueurs attribués sans contestation aux cyanobactéries et aux eucaryotes datent donc de 2,15 Ga (Hofmann 1976) et entre 1,68 et 1,78 Ga (Knoll 2014 ; Butterfield 2015) respectivement. Il est cependant admis que les cyanobactéries étaient présentes il y a au moins 2,3 Ga, puisqu'une oxygénation importante de l'atmosphère terrestre, conséquence de leur activité photosynthétique oxygénique, s'est produite à ce moment-là.

1.3.2 Les fossiles cellulaires : les microfossiles

Certains eucaryotes unicellulaires forment des tests ou coquilles externes siliceux ou calcaires qui peuvent être abondamment préservés dans les sédiments. Mais dans certaines conditions, les organismes sans tests, unicellulaires ou pluricellulaires, peuvent aussi être préservés morphologiquement dans les roches. On parle de microfossiles lorsqu'il s'agit de cellules microbiennes. Cette préservation peut être favorisée dans des environnements particuliers où la précipitation de minéraux de petite taille permet de mouler ou remplacer les structures cellulaires. C'est le cas par exemple de milieux hydrothermaux où la précipitation de silice peut être intense, ou bien de milieux marins à certaines périodes géologiques où se sont formés de vastes dépôts d'apatite (un minéral de phosphate de calcium) nommés phosphorites. La fossilisation d'organismes peut aussi être favorisée lorsque les organismes eux-mêmes induisent la précipitation de minéraux, celle-ci se faisant alors souvent de manière intime au niveau de leurs structures cellulaires (Benzerara et Menguy 2009 ; Li *et al.* 2013). A ce titre, il a souvent été proposé que certains microorganismes qui favorisent la précipitation minérale, par exemple des bactéries sulfato-réductrices impliquées dans les étapes de dégradation de la matière organique, soient impliqués dans la fossilisation des tissus mous d'organismes pluricellulaires.

Les plus vieux fossiles cellulaires proposés à ce jour sont des filaments de carbone réduit, mesurant quelques micromètres et retrouvés dans des roches silicifiées de l'Apex en Australie, datées à 3,465 milliards d'années. Leurs morphologies avaient initialement été interprétées comme celles de cyanobactéries (Schopf et Packer 1987). De plus, il a été proposé initialement que les roches contenant ces filaments s'étaient formées en milieu marin peu profond, et qu'il s'agissait de stromatolites silicifiées secondairement. L'ensemble de ces interprétations a cependant été remis en question plus récemment. D'une part, non seulement il est difficile d'identifier taxonomiquement des microorganismes sur la seule base de leur morphologie, mais il a aussi été montré que des processus purement abiotiques peuvent former des objets ressemblant morphologiquement à des microorganismes et notamment à ces filaments de l'Apex (Garcia-Ruiz *et al.* 2003) (**Figure 5**). Ensuite, il a été souligné que des processus abiotiques ayant cours dans les environnements hydrothermaux peuvent produire des quantités non négligeables de carbone réduit avec des caractéristiques similaires à celles trouvées dans les cherts de l'Apex, même si le débat reste ouvert encore aujourd'hui sur la similarité fine de ces caractéristiques. Enfin, le milieu de formation des roches renfermant les filaments de l'Apex a été réinterprété comme un milieu marin profond de type hydrothermal (Brasier *et al.* 2002). Au final, l'ensemble de ces débats illustre bien la difficulté d'identifier l'origine biologique de tels objets contenus dans des roches si anciennes.

Il existe des restes cellulaires de bactéries moins âgées dont l'origine est plus admise par la communauté scientifique. Il s'agit par exemple de fossiles interprétés comme des traces de bactéries ferroxydantes dans la formation de Gunflint, âgée de 1,9 Ma (Barghoorn et Tyler 1965). De plus, de nombreux microfossiles interprétés comme des fossiles de cyanobactéries ont été proposés. Cette interprétation repose sur le fait que les cyanobactéries ont des morphologies relativement diverses et dans certains cas, cette diversité morphologique est reliée à la diversité phylogénétique. Ainsi des fossiles cyanobactériens unicellulaires formant des colonies ont été proposés dans la formation de Belcher au Canada daté à 2 milliards d'années (Hofmann 1976).

1.3.3 Stromatolites, thrombolites et gisements de fer rubanés

Les stromatolites sont des roches sédimentaires laminées, souvent carbonatées, parfois secondairement silicifiées résultant d'une croissance globalement vers le haut depuis une surface initiale restreinte (Grotzinger et Knoll 1999). Ces roches peuvent apparaitre sous des formes diverses : en dôme, en colonnes, branchées ou non etc… Les thrombolites sont des structures semblables mais ne montrent pas de lamines à l'échelle macroscopique. On a trouvé de telles roches tout au long du registre géologique depuis 3,5 Ga (Allwood *et al.* 2006) (**Figure 6**). Elles sont cependant particulièrement abondantes et diversifiées lors du Protérozoïque (entre 2,5 et 0,6 Ga) et leur déclin a parfois été interprété comme le signe de l'avènement des métazoaires et notamment d'organismes brouteurs des tapis microbiens les formant, mais d'autres explications plus géochimiques ont aussi été fournies (Grotzinger 1990). L'observation de microfossiles, de biomarqueurs et une composition isotopique des carbonates et du carbone organique contenus dans ces

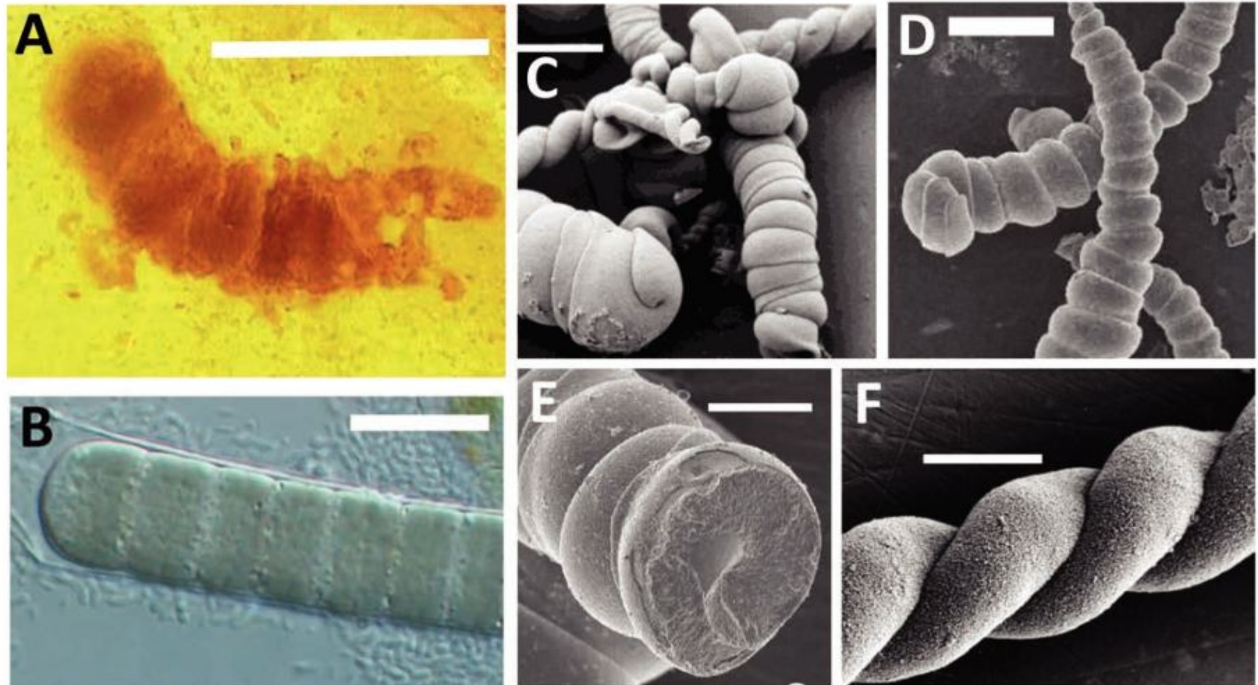


Figure 5 Microfossiles controversés et « biomorphes » abiotiques. A. Microfossile controversé interprété comme une cyanobactérie filamenteuse vieux de 3.5 Ga. **B.** Filament de cyanobactérie contemporain. **C** à **F**, Des structures minérales de silice et de carbonate de baryum ressemblant à des microfossiles peuvent se former de manière abiotique dans des conditions compatibles avec celles de la Terre primitive. La barre d'échelle représente 40 µm (A, C, D) et 10 µm (B, E, F) (Photos M. Brasier, P. Lopez-Garcia, J. Garcia-Ruiz).

roches ont conduit à proposer qu'elles étaient formées par des microorganismes. De plus, sur la base d'une démarche actualiste comparant des roches similaires se formant actuellement sous l'action de biofilms microbiens et notamment de cyanobactéries, stromatolites et thrombolites anciens ont été classiquement interprétés comme parmi les traces les plus anciennes du vivant et plus particulièrement de cyanobactéries. Une meilleure connaissance de la diversité des microorganismes associés aux thrombolites et stromatolites actuels souligne cependant que plusieurs groupes taxonomiques autres que les cyanobactéries pourraient être impliqués dans leur formation (Paerl *et al.* 2001 ; Couradeau *et al.* 2011) remettant en cause le lien d'exclusivité souvent fait entre stromatolite et photosynthèse oxygénique.

D'autres grands gisements sédimentaires du Précambrien, les gisements de fer rubanés, formés entre 3,8 et 2,3 Ga, ont souvent été interprétés comme le produit indirect de l'activité de microorganismes. Ces gisements résultent d'une oxydation partielle du fer(II) qui était abondant dans les océans à l'époque, et où l'absence de dioxygène dans l'atmosphère il y a plus de 2,3 Ga permettait une grande solubilité du fer dans l'eau. L'origine de cette oxydation du fer a été initialement attribuée au dioxygène produit par la photosynthèse oxygénique (Garrels *et al.* 1973). Cependant, la découverte de métabolismes bactériens oxydant le fer(II) sans impliquer la production de dioxygène (notamment les photosynthèses anoxygéniques, e.g. ; Konhauser *et al.* 2007) a récemment remis en question cette interprétation qui impliquait une apparition très ancienne de la photosynthèse oxygénique.

1.3.4 A la recherche des premières traces de la photosynthèse oxygénique

On constate que la recherche de traces de vie ancienne s'est souvent focalisée sur les cyanobactéries afin de dater l'apparition de la photosynthèse oxygénique. Cet intérêt a plusieurs causes : l'apparition de dioxygène a transformé irrémédiablement le fonctionnement géochimique de la surface de la Terre, modifiant notamment la disponibilité d'éléments indispensables à la vie comme l'azote, le phosphore ou le fer. L'oxygénation des océans et de l'atmosphère a de plus été une étape qui a permis par la suite le développement de métabolismes comme la respiration basée sur l'oxygène et donc l'apparition des eucaryotes (très majoritairement aérobies) tels qu'on les connaît. Les archives géologiques montrent que l'oxygénation massive de l'atmosphère a débuté vers 2,4-2,3 Ga. Mais la date d'apparition des cyanobactéries reste une question ouverte : au minimum autour de 2,4-2,3 Ga ou alors bien avant, le dioxygène qu'elles produisaient ayant pu être piégé par le pouvoir réducteur de l'océan terrestre (Drever 1974). De plus, pour que l'oxygène puisse commencer à s'accumuler dans l'atmosphère, il a fallu d'abord oxyder les couches minérales à la surface de la Terre. A cela s'ajoute l'observation des larges formations massives de stromatolites fossiles à 2.7 Ga dans la région de Pilbara et aussi en Afrique du Sud. Plusieurs auteurs suggèrent que l'étendue de ces formations, qui contraste avec les stromatolites bien plus anciens, et moins massifs, d'il y a 3.4 Ga, est due à la présence des cyanobactéries, chez qui la photosynthèse oxygénique a évolué, et à leur métabolisme extrêmement efficace (Gargaud *et al.* 2009).

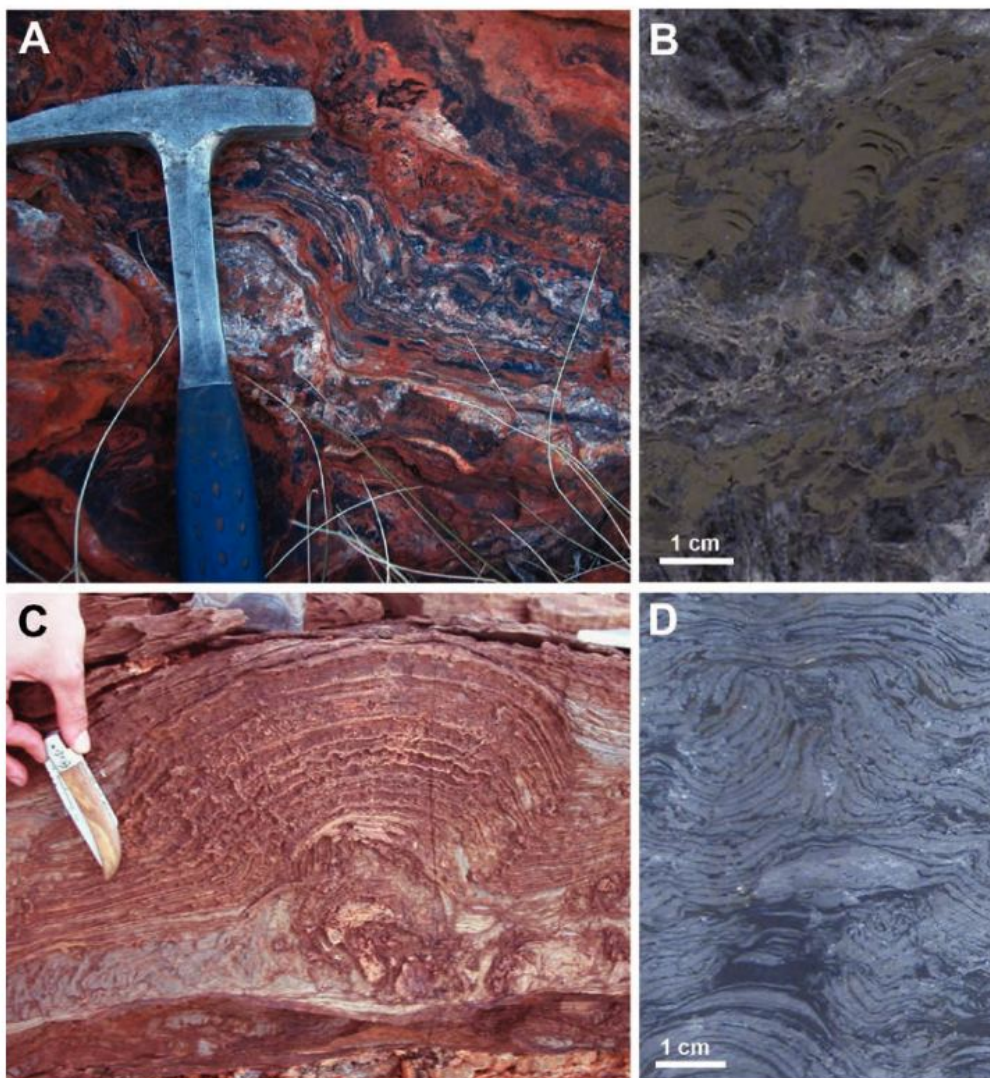


Figure 6 Stromatolites fossiles datant de 3,45 Ga (A, B) et de 2,7 Ga (C, D) provenant des formations de North Pole et Tumbiana dans la région de Pilbara, en Australie. Les panneaux B et D correspondent à des coupes transversales des stromatolites non altérés provenant des carottages sur place (Photos P. López-García et D. Moreira). Des dépôts de pyrite (FeS_2) peuvent être observés dans les stromatolites les plus anciens, suggérant un environnement de formation réducteur.

1.3.5 Le registre fossile eucaryote

La diversité des eucaryotes actuels suggère un ancêtre commun dont le métabolisme primaire était la respiration aérobie. La diversification des eucaryotes actuels n'a pu donc se faire qu'à partir du moment où des quantités non négligeables de dioxygène étaient disponibles. Les méthodes de datation moléculaire suggèrent qu'une radiation menant aux groupes eucaryotes actuels s'est déroulée il y a près de 800 Ma. Par contre, il reste des désaccords importants sur l'âge du dernier ancêtre commun eucaryote. L'identification des plus vieilles traces d'organismes eucaryotes reste problématique. Plusieurs revues synthétisent le sujet (Knoll *et al.* 2006 ; Eme *et al.* 2014 ; Knoll 2014 ; Butterfield 2015). La taille n'est pas forcément un trait discriminant, car il existe des bactéries géantes (e.g. *Thiomargarita*) ainsi que, à l'inverse, une grande variété de picoeucaryotes (taille inférieur à 2 µm) (Moreira & López-García 2002). Les acritarches ont longtemps été associés aux plus vieilles traces d'organismes eucaryotes (Knoll *et al.* 2006). En fait, les acritarches ont été redéfinis comme des microfossiles formés d'une paroi organique résistante aux attaques acides utilisées pour dissoudre les roches. On les retrouve depuis des temps très anciens, allant jusqu'à 3,2 Ga (Javaux *et al.* 2010), mais il est dans ce cas et dans d'autres impossible d'affirmer qu'il s'agit de fossiles d'eucaryotes plutôt que de procaryotes. Les acritarches regroupent en effet très probablement différents groupes taxonomiques aussi bien procaryotes qu'eucaryotes. L'observation d'ornementations ou de processus (expansions de la vésicule délimitant l'acritarche) à la surface de fossiles bien préservés, ou d'une ultrastructure particulière de leur paroi (structure trilaminaire) en même temps qu'une taille relativement grande (au-delà de plusieurs dizaines de micromètres) et une paroi résistante ont en revanche été proposés comme des critères plus fiables, lorsqu'ils sont combinés, pour reconnaître des eucaryotes fossiles. De telles

traces ont été trouvées à multiples reprises dans des roches d'origine marine vieilles de 1,4-1,6 Ga (Javaux *et al.* 2001) et dans des roches d'origine continentale à 1 Ga (Strother *et al.* 2011). Leur affiliation plus précise reste cependant plus problématique, comme attendu pour d'éventuels groupes souches (avant le dernier ancêtre commun eucaryote) car ils sont difficiles par essence à comparer avec les groupes actuels. En revanche, *Bangiomorpha*, daté à 1,1-1,2 Ga et trouvé dans des carbonates silicifiés du Canada, est le plus vieil eucaryote connu pouvant être affilié sur la base de sa morphologie, de son organisation structurale et de son cycle de vie à un groupe taxonomique connu, à savoir celui des rhodophytes ou algues rouges (Butterfield 2000).

Plus tard, vers 600 Ma, juste avant la grande radiation édiacarienne des animaux, on retrouve dans les phosphorites de Doushantuo des fossiles attribués par la plupart des auteurs à des eucaryotes. Ces fossiles mesurent quelques centaines de micromètres, et se présentent sous la forme de sphères constituées de cellules au nombre de 2, 4, 8 etc… Malgré l'utilisation de techniques analytiques de plus en plus puissantes permettant de caractériser ces objets avec une finesse de plus en plus grande, il reste des divergences sur leur interprétation : s'agit-t-il d'embryons de métazoaires avec des tissus différenciés (Xiao *et al.* 1998) (Chen *et al.* 2014) ou bien d'eucaryotes unicellulaires coloniaux (Huldtgren *et al.* 2011) ? Se pose ici la question de notre aptitude à identifier non plus la biogénicité des objets, mais les signatures de tissus différenciés dans ces fossiles. Le problème est encore plus prégnant pour des fossiles datant de 2,1 Ga et retrouvés dans des sédiments du Gabon (El Albani *et al.* 2010), parfois présentés devant le grand public comme les plus anciens métazoaires. Ceci va à l'encontre de toutes les prédictions faites par des méthodes de datation moléculaire (Eme *et al.* 2014) et l'on peut plutôt penser à d'éventuels groupes souches. Ces objets centimétriques sont en fait composés d'une accumulation de cristaux de sulfures de fer. Des signatures isotopiques d'activités procaryotes comme la sulfato-réduction y ont été détectées, mais il restera à comprendre ce que ces objets ont pu être initialement : des organismes eucaryotes pluricellulaires modifiés secondairement et fossilisés par l'intermédiaire des activités bactériennes, des colonies de microorganismes eucaryotes ou procaryotes, ou bien tout autre chose ?

Entre 575 à 542 Ma, soit juste après le dernier épisode de Terre boule de neige (glaciation Gaskiers), on retrouve dans une trentaine de sites à travers le monde une faune nommée faune d'Ediacara du nom du site où cette faune a été initialement observée en Australie (Narbonne 2005). Cette faune est composée d'un assemblage fossile, tout à fait unique à cette période, de corps mous d'organismes multicellulaires centimétriques à décimétriques nommés par exemple *Dickinsonia*, *Tribachidium* ou *Spriggina*. L'apparentement de ces fossiles aux grands groupes de métazoaires actuels connus reste très débattu. Une approche consiste à voir dans ces fossiles des représentants des plans d'organisation actuels comme des cnidaires, des annélides ou encore des arthropodes (Glaessner 1984). L'autre extrême consiste à ne voir aucune affinité taxinomique entre les représentants de la faune d'Ediacara et les animaux actuels et à ainsi considérer cette faune comme la marque d'une expérience avortée de la vie multicellulaire (Seilacher 1992).

Entre 530 et 520 Ma, on observe de nouveau à travers le monde une faune différente dite « à petites coquilles » ou tomotienne (Shu *et al.* 2014). Là encore, les affinités avec les métazoaires actuels sont difficiles à établir. Cette faune marque en tous cas les débuts, chez les métazoaires, d'une biominéralisation contrôlée (Kouchinsky *et al.* 2012).

C'est ensuite l'explosion cambrienne qui se déroule, marquée par l'installation d'une nouvelle faune entre 520 à 505 Ma, dite de Burgess d'après le premier site découvert au Canada, mais qui est de nouveau mondialement répartie. Cette faune montre une grande représentation des arthropodes mais aussi d'algues, de brachiopodes, ou d'échinodermes avec, par exemple, des spécimens qui ont reçu les noms de *Pikaia*, *Anomalocaris* ou *Hallucigenia*. Il a été proposé qu'elle contenait en fait tous les grands plans d'organisation (ou à peu près) connus jusqu'à présent. De plus, certains phylums représentés dans la faune de Burgess ne sont plus retrouvés par la suite.

Le reste du Phanérozoïque (530 Ma jusqu'à l'actuel) livre des archives fossiles plus fournies, non seulement du fait de leur âge plus jeune, mais aussi car elles concernent des organismes macroscopiques plus facilement identifiables et classables par des critères morphologiques. De nombreuses études paléontologiques y sont dédiées sous l'éclairage de la théorie darwinienne de l'évolution, et marquent des passages relativement importants dans l'histoire de la vie, depuis la colonisation différentielle des continents par les plantes terrestres et les animaux. Cette histoire est ponctuée de grandes crises biologiques dont les déterminants environnementaux et/ou biologiques restent activement étudiés. Celles-ci ont été suivies de nouvelles radiations conduisant au renouvellement des faunes les plus représentées à la surface de la Terre. De nombreux manuels de paléontologie offrent des synthèses détaillées de cette histoire (Buffetaut 2009 ; De Wever *et al.* 2010).

Le registre fossile microbien récent, quant-à-lui, reste beaucoup moins fourni en raison de difficultés inhérentes à son étude, même si plusieurs lignées de microorganismes eucaryotes à squelette, tels les coccolithophoridés (haptophytes), les radiolaires ou les foraminifères, sont des marqueurs fossiles très importants dans les sédiments marins et peuvent renseigner, entre autres, sur l'histoire du climat.

2 LA TRANSITION NON-VIVANT – VIVANT

2.1 Qu'est-ce que la vie ?

La question de la définition de la vie se pose crucialement dans le contexte de son origine. Il pourrait avoir existé des formes simples, transitoires qui ne correspondraient pas à notre vision des organismes vivants modernes, voire même des entités que nous peinerions à qualifier de vivantes mais qui auraient cependant participé au processus menant de l'inerte au vivant en tant que forme intermédiaire. Qu'entendons-nous par définition de la vie, la définition de ce qu'est un individu vivant ou bien celle de la vie dans son ensemble ? Quelle limite admettons-nous au niveau microscopique pour parler d'être vivant ? Est-ce le cas, par exemple, d'un polymère qui pourrait être reproduit dans un environnement donné ? Ou

bien est-ce plutôt cette entité associée au contexte dans lequel elle se développe qui mérite la caractérisation de vivant ?

La cellule semble actuellement faire consensus comme entité vivante minimale (une cellule est « vivante » alors que ces constituants ne le sont pas). À l'échelle individuelle, l'identification de trois caractéristiques principales est cependant souvent retenue pour considérer qu'un être est vivant. Ce sont (1) un métabolisme permettant l'automaintien et nécessaire à reproduire l'ensemble des éléments du système, (2) la présence d'une composante génétique qui porte des informations sur le système et qui sont transmissibles à une descendance par un processus de réplication, et enfin (3) la présence d'une barrière définissant la frontière entre soi et non-soi. La capacité d'évolution du système, source de la diversité et de l'adaptation des êtres vivants, découle de la nature matérielle et imparfaite des systèmes de réplication[2] du matériel génétique et donc de la reproduction[2] du système (qui s'accompagne de la transmission de gènes et de ses variations) et de l'autonomie des entités impliquées sur lesquelles peut agir la sélection naturelle, leur conférant la possibilité d'évolution sans fin.

Malgré le consensus existant sur la nécessité, pour définir un objet comme vivant, d'inclure ces trois composantes et les propriétés qu'elles impliquent, à savoir, l'auto-maintien, la capacité à se reproduire (et par conséquent, à évoluer) et l'individualisation autorisée par le confinement, plusieurs scientifiques et philosophes ont été tentés de réduire la définition de la vie soit à l'auto-maintien, soit à la réplication de l'information (Rizotti 1996 ; Luisi 1998). Ces visions réductionnistes à l'extrême ont engendré deux courants de modèles bien distincts pour l'origine de la vie (voir Paragraphe 2.3). Des exemples des définitions de la vie sont recueillis dans le **Tableau 1**.

2.2 Chimie de systèmes et thermodynamique loin de l'équilibre

Existe-t-il une force motrice permettant de comprendre l'origine et l'évolution du vivant ? Cette question est implicitement à la base des recherches sur l'origine de la vie. La théorie darwinienne rend compte de l'évolution du vivant mais est par nature incapable de traiter de l'émergence des systèmes moléculaires responsables des processus de copie (réplication) et d'expression (transcription et traduction) de l'information génétique. Les recherches sur l'origine de la vie partent de l'idée que la vie ne peut résulter d'un assemblage de ces systèmes sous le seul effet du hasard à partir de composants produits de manière abiotique. Cela suppose au contraire que ce processus est le résultat de forces motrices gouvernant l'évolution chimique, faute de quoi on est obligé de considérer que cet assemblage s'est fait en violation du *second principe de la thermodynamique* qui postule que l'entropie d'un système isolé ne peut qu'augmenter (**Figure 7**). La complexité des machineries moléculaires impliquées dans les processus de réplication et de traduction ne peut être apparue au cours d'une transition unique, cette transition serait beaucoup trop improbable (aurait une chance plus qu'infime de se produire à l'échelle de l'univers même en considérant l'ensemble du temps écoulé depuis son origine). Accepter l'hypothèse contraire nous conduirait à sortir du champ de la recherche et à considérer que cette transition est le résultat d'une violation du second principe de la thermodynamique et/ou le fait d'une volonté extérieure au système, se rapprochant ainsi d'une vision créationniste (Fry 1995) qui n'a pas sa place dans une démarche scientifique.

Le domaine de l'origine de la vie a longtemps été un lieu de proposition de scénarios de nature plus ou moins réaliste, il s'oriente maintenant vers une approche plus scientifique basée sur la recherche de forces motrices guidant l'évolution à son stade chimique de la même manière que la sélection naturelle s'est révélée son moteur aux stades plus avancés. La dénomination de « force motrice », ne veut pas dire que les évènements contingents n'avaient aucune place, bien au contraire, mais simplement que le processus est basé sur l'émergence de formes intermédiaires (moins improbables qu'une entité ou une cellule vivante possédant l'intégralité des fonctions nécessaires au vivant) et capables d'évoluer vers des entités plus complexes. Pour que cela soit possible, une condition est que ces structures intermédiaires manifestent une forme de stabilité et donc échappent à une dissociation rapide prédite par leur improbabilité et le second principe de la thermodynamique et, en sus, doivent, elles-mêmes, être capables d'évolution (Pascal *et al.* 2013). Une vision synthétique de cette approche a été exprimée par Pross (2012) qui propose la notion de *stabilité cinétique dynamique*, une idée assimilable à celles de l'*état stationnaire* ou de l'*équilibre dynamique* typique des systèmes loin de l'équilibre (Prigogine 1961 ; Eigen 1971b ; Eigen et Schuster 1977 ; Szathmary et Gladkih 1989 ; Lifson 1997), caractéristique de systèmes capables de se reproduire et liée à leur capacité à croître exponentiellement. Pourtant, leur nature improbable suppose que leur formation soit lente par rapport à leur dislocation. Cependant, s'ils ont hors-équilibre une capacité à se reproduire, alors leur population va malgré tout croître dans le temps, témoignant d'une capacité à persister et d'une forme indépendante de *stabilité*. Si des

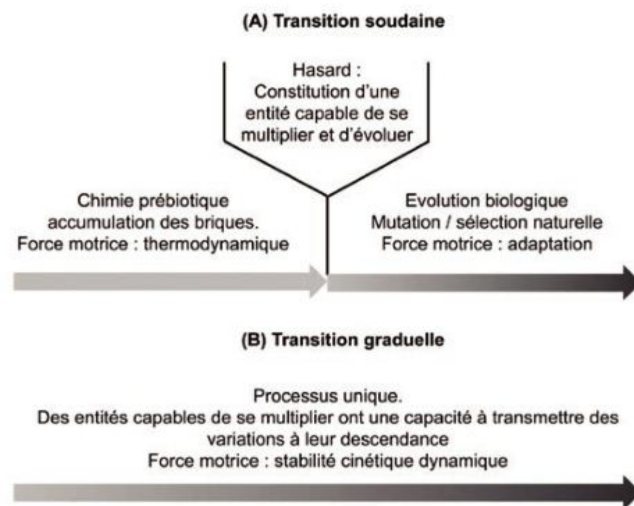


Figure 7 **L'origine de la vie, vue (A) soit comme transition soudaine en violation du second principe de la thermodynamique, (B) soit comme processus graduel soumis à une force motrice, la stabilité cinétique dynamique (Pross, 2012).**

[2]. En général, on parle de réplication quand on fait référence aux polymères portant de l'information génétique, et de reproduction quand on fait référence aux systèmes (e.g. organismes).

Tableau 1 Quelques définitions de la vie ou des êtres vivants.

Auteur (année)	*Définition*
Aristote (350 av. JC)	Fait de se nourrir, de croître, et de dépérir par soi-même
F. Engels (1894)	Mode d'existence de structures protéiques qui consiste dans l'auto-renouvellement constant des composantes chimiques de ces structures.
E. Schrödinger (1944)	De la matière ordonnée et suivant des lois (physiques) qui se base dans un ordre préexistant qui est maintenu
J. von Neumann (1949)	Automates auto-reproducteurs
C. de Duve (1991)	Un système capable de s'auto-maintenir dans un état loin de l'équilibre, croître et se multiplier à l'aide d'un flux continu de matière et d'énergie fournis par l'environnement
I. Prigogine (1961)	Système dissipatif non-linéaire loin de l'équilibre qui évolue de manière irréversible
J.D. Bernal (1965)	Système, potentiellement capable de se perpétuer, de réactions organiques couplées, catalysées par étapes et de manière presque isotherme par des catalyseurs organiques spécifiques et complexes qui sont eux-mêmes produits par le système
T. Gánti (1971)	L'opération des automates chimiques programmés et prolifératifs dont l'organisation est le « chémoton ». Le chémoton est l'unité fondamentale des systèmes vivants composée de trois sub-systèmes autocatalytiques fonctionnellement indépendants : un réseau chimique métabolique, polymérisation à l'identique (réplication) et membrane entourant l'ensemble
F.J. Maturana, H.R. Varela & R. Uribe (1974)	Système autopoïétique avec un réseau de processus de production (synthèse et dégradation) de manière à ce que les composantes i) régénèrent et produisent continuellement le réseau qui les produit et ii) constituent le système comme une unité discrète dans l'environnement
J. Maynard-Smith (1986)	Entités possédant les propriétés de multiplication, variation et hérédité
G. Joyce (1994)	Système qui s'auto-maintient et capable d'évoluer ; (définition adoptée par la NASA)
K. Ruiz-Mirazo, J. Peretó & A. Moreno (2004)	Système autonome avec capacité d'évolution sans fin

variations transmissibles à la descendance sont introduites (de manière contingente, autrement dit par hasard), le système pourra les intégrer à la condition que cette forme de stabilité s'en trouve augmentée, mais il ne pourra plus revenir en arrière, obéissant à une loi tautologique résultant de la définition même de la notion de stabilité : un système dans un état donné ne peut évoluer spontanément, sans action extérieure, que vers un état plus stable. Cette forme de stabilité (persistance) ne s'exprime que dans les conditions décrites ci-dessus mais, une fois établie, elle constitue la force motrice pouvant guider l'évolution de structures improbables mais stables tant que l'état de distance à l'équilibre reste maintenu.

Considérés du point de vue thermodynamique, les êtres vivants semblent échapper au second principe de la thermodynamique qui implique que l'évolution d'un système s'effectue toujours vers l'état d'équilibre et vers l'élévation de l'entropie (interprétée au niveau microscopique comme la distribution de l'énergie dans le nombre maximal de degrés de liberté du système). Ce paradoxe a été résolu par Schrödinger dans son petit livre « *What is Life?* » (Schrödinger 1944). Les êtres vivants doivent constituer des systèmes thermodynamiques *ouverts* pour lesquels la diminution *interne* d'entropie, liée à leur propre développement, est couplée à sa libération dans l'environnement par conversion de matière et d'énergie de basse entropie en formes d'entropie élevée (chaleur, déchets simples dispersés dans l'environnement). Ils se comportent alors comme des structures dissipatives fonctionnant dans des systèmes ouverts maintenus loin de l'équilibre, c'est-à-dire que leur développement s'accompagne d'une augmentation du flux de réactifs subissant des transformations chimiques. Le développement des êtres vivants reste donc soumis aux lois de la thermodynamique et en particulier au second principe mais cela ne veut pas dire que la thermodynamique est seule à régir ces systèmes. En effet, la caractéristique principale des systèmes capables de se répliquer est la croissance exponentielle. Une entité qui se multiplie adopte ce type de croissance lorsqu'aucune inhibition n'est présente. Une telle inhibition peut être liée à la difficulté de séparation des chaînes d'un polymère après copie d'une matrice complémentaire, comme c'est le cas lors de la réplication d'acides nucléiques (von Kiedrowski 1986). Cependant, plus généralement, elle peut aussi provenir d'une trop grande proximité de l'équilibre donnant aux réactions retour une contribution non-négligeable dans une boucle auto-catalytique (**Figure 8**) ou une boucle de réplication (Pascal 2012). Ces exemples montrent bien la nécessité de franchir un seuil de distance à l'équilibre au delà duquel l'évolution du système est gouvernée par la cinétique. Si c'est le cas, la logique de la croissance exponentielle prévaut, et une sélection des variants plus efficients se produit, ce qui a été démontré par de nombreuses études de biologie théorique (Eigen 1971b ; Eigen et Schuster 1977 ; Szathmary et Gladkih 1989 ; Lifson 1997) qui s'inspirent de la thermodynamique des systèmes irréversibles (Prigogine 1961).

Cette nécessité de se situer loin de l'état d'équilibre impose des contraintes qu'il est possible de chiffrer. La dislocation du système doit être plus lente que l'échelle de temps à laquelle il se reproduit par générations. En partant d'une hypothèse très raisonnable sur l'échelle de durée d'une génération du système capable de se multiplier (1 s à 100 ans), il est possible d'en déduire la hauteur des barrières cinétiques protégeant les composants du système. À la température où l'eau est liquide, on en déduit que les barrières cinétiques doivent

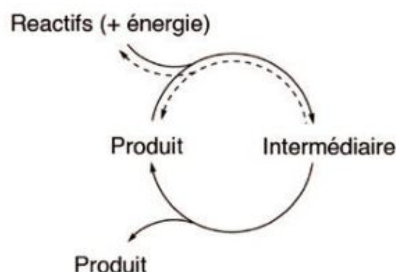


Figure 8 Exemple de cycle autocatalytique dans lequel le produit formé est en même temps lui-même un réactif indispensable au processus (et se comporte donc comme un catalyseur). Une croissance exponentielle nécessite un métabolisme opérant loin de l'équilibre et donc que la réaction retour (flèche en pointillés) se déroule à une vitesse négligeable par rapport à la réaction directe (flèche pleine).

correspondre à une fraction non négligeable de l'énergie d'une liaison covalente. On comprend alors que la biologie se soit construite sur la base de liaisons covalentes. La chimie du carbone qui, outre son abondance dans l'Univers, est l'élément formant le plus facilement des liaisons covalentes avec des éléments très divers, est donc particulièrement bien placée pour constituer la base des systèmes vivants. Un raisonnement analogue permet d'identifier l'ordre de grandeur du potentiel énergétique capable de l'alimenter à une température donnée. Pour que les boucles autocatalytiques ou les boucles de réplication fonctionnent de manière irréversible (dans un seul sens) afin d'assurer une croissance exponentielle, il faut payer un coût en termes de potentiel énergétique. Ceci se traduit par l'existence d'un seuil au delà duquel un métabolisme peut s'amorcer et être la source d'un développement exponentiel de l'organisme qui le porte. Ce potentiel énergétique correspond à peu de choses près à celui qu'est capable de délivrer la lumière visible, on comprend alors pourquoi la Terre primitive illuminée par le Soleil dont le maximum d'émission est situé dans ce domaine ait pu constituer un environnement favorable à l'origine de la vie. Ces contraintes se sont imposées au vivant lors de son origine et sont liées à son caractère rudimentaire et à l'hypothèse de son développement graduel, qui est la seule à pouvoir être formulée scientifiquement.

Le caractère évident de ces contraintes a disparu aujourd'hui en raison du degré de sophistication atteint par les êtres vivants. Cela est manifeste si l'on considère par exemple les processus de collecte de l'énergie par les cellules au moyen de l'ATPase membranaire capable de transformer en ATP le gradient de protons (H^+) existant entre les deux faces de la membrane selon la théorie chimiosmotique de Mitchell (1961). Ce système se comporte comme une machine moléculaire capable de coupler plusieurs évènements à l'échelle microscopique et de réaliser des opérations spontanément impossibles : la notion de seuil de potentiel énergétique est alors beaucoup moins évidente, ou tout au moins ce dernier est beaucoup plus faible (Hoehler 2007). On doit donc admettre qu'une tendance à un accroissement de la complexité s'est manifestée en cours d'évolution à partir de formes rudimentaires basées sur de simples molécules ou des agrégats de taille microscopique (vésicules, coacervats) ayant seulement une capacité à se reproduire. Une fois que la fonction réplicative est présente et qu'une composante génétique permet, quelle qu'en soit la nature, à la fois à des variations de survenir et d'être transmises aux générations ultérieures, de nouvelles fonctions peuvent apparaître. Ces fonctions peuvent résulter de la coïncidence (de nature contingente) entre une variation (dans le vivant actuel une mutation dans la séquence d'un polymère réplicable) et une propriété, quelle qu'en soit la nature, d'interaction avec le système (action sur le métabolisme, la réplication etc.) favorisant l'efficacité de reproduction. Si l'on considère qu'il n'y a pas de limite aux fonctions ainsi mobilisées, qui peuvent être internes ou externes au système, alors l'intégration de nouveaux processus semble inéluctable pourvu que la fonction de reproduction s'en retrouve favorisée (augmentation de stabilité cinétique dynamique).

Ces avancées restent modestes par rapport à la complexité du problème à résoudre. Par ailleurs, le degré élevé de contingence du système fournit peu d'indices sur les voies à explorer. Comment identifier des structures capables de se répliquer qui n'avaient que des chances très limitées (bien que non nulles) de survenir ? Comment cerner les conditions régnant sur la Terre primitive tant en termes de composition de l'atmosphère, de température de surface, d'existence de terres émergées que de diversité et de variabilités spatiale et temporelle dans l'environnement (on peut s'en convaincre en regardant la diversité actuelle des environnements terrestres) ? Enfin, l'absence de fossiles témoignant du chemin suivi aux étapes précoces de l'évolution et du développement des premiers métabolismes fait que les étapes parcourues par l'évolution aux stades chimiques n'ont pratiquement *aucune* chance d'être élucidées. Cependant, tant la construction d'un corpus théorique permettant d'en rendre compte que les réalisations expérimentales sur des systèmes modèles complexes (chimie systémique) devraient permettre d'avancer scientifiquement dans ce domaine dans la perspective d'une démonstration de la faisabilité de la transition du non-vivant au vivant et de la compréhension des règles qui potentiellement l'accompagnent. Les principales difficultés à résoudre sont d'abord d'élaborer des voies permettant de coupler de manière irréversible un apport d'énergie au développement du système, d'identifier des moyens permettant au système d'acquérir une capacité à varier par mutation et donc intégrer un porteur d'information et enfin de relier les différents éléments du système entre eux pour que la sélection s'opère sur une entité bien définie (**Figure 9**). Idéalement cette stratégie

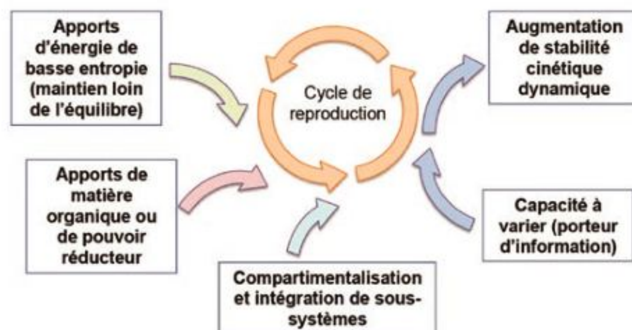


Figure 9 L'intégration systémique de différentes composantes (métabolisme, porteur d'information, compartiment) produit des entités capables de se reproduire et d'évoluer dans l'environnement.

pourrait mener à la constitution d'une cellule minimale réunissant les trois propriétés citées précédemment sous forme d'un métabolisme, d'un génome et d'une compartimentation assurée par la membrane (bicouche de lipides).

Outre cette approche tentant de joindre théorie et expérimentation sans rechercher forcément à répondre à la question historique, les scénarios les plus cités font appel à l'émergence spontanée d'un polymère capable de se répliquer par appariement, qui pourrait être soit un ARN, soit un analogue d'acide nucléique basé sur une chaîne principale comportant un sucre plus simple que le ribose, soit même dans laquelle un acide aminé constitue l'unité de base pour former un « peptide – acide nucléique » (PNA, abréviation de Peptide Nucleic Acid). Cette hypothèse conduirait à un stade nommé monde d'ARN (cf. Paragraphe 2.4) qui présente l'avantage de pouvoir donner lieu à des études expérimentales tirant parti des outils de biologie moléculaire (polymérases, transcriptases). Cependant, même si des voies de synthèse abiotique de ribonucléotides ont été découvertes (Powner *et al.* 2009), l'idée qu'un polymère d'ARN capable de se répliquer puisse apparaître au hasard dans une « soupe prébiotique » contenant ces monomères est contestée en raison de son improbabilité et du degré d'instabilité propre à l'ARN.

D'autres hypothèses partent au contraire de l'existence de cycles métaboliques basés sur des espèces chimiques simples manifestant des propriétés d'autocatalyse qui pourraient avoir évolué. En poussant cette hypothèse à l'extrême, la vie ne serait plus la conséquence de la présence de matière organique mais, au contraire, ce seraient des cycles métaboliques, analogues par exemple au cycle de l'acide citrique, qui produiraient des substances organiques, le métabolisme aurait précédé l'émergence d'un réplicateur. Cette hypothèse est souvent associée à un rôle catalytique possible de minéraux, mais elle rencontre les limites du peu de réalisations expérimentales tangibles, et de la difficulté d'intégrer un support d'information à un système avant tout métabolique.

Enfin de nombreux travaux sont réalisés à partir d'agrégats de lipides dont la partition, mimant la division cellulaire, permettrait la transmission d'un contenu retenu par exemple dans le compartiment délimité par une membrane. Des lipides simples comme les acides gras se sont montrés efficaces pour former des vésicules, mais la difficulté est ici aussi d'associer un porteur d'information sur lequel pourrait porter une sélection. Cette propriété des molécules amphiphiles (comme les phospholipides des membranes cellulaires ou les acides gras capables de former des vésicules) permet ici de souligner l'importance de la présence d'eau à l'état liquide. C'est quasiment le seul liquide permettant à de telles structures de se former. C'est un des rares points qui sont peu discutés dans des modèles d'origine de la vie. La vie terrestre est basée sur la présence d'eau liquide qui joue aussi un rôle dans la mobilité des espèces chimiques et permet donc la rencontre des réactifs. Par ailleurs, l'eau est un des composés chimiques simples les plus abondants parce qu'elle est constituée par deux des éléments dont l'univers est le plus riche. Sa cohésion physique très exceptionnelle en comparaison à d'autres liquides lui confère des propriétés que l'on peut considérer comme quasiment irremplaçables. L'une d'elle est sa capacité à favoriser des interactions entre des espèces chimiques portant des groupements hydrophobes. Cette propriété est pour une part importante à la base de la cohésion des protéines, mais son rôle dans la formation et la structure de bicouches lipidiques, constituant des membranes délimitant des compartiments, fut probablement décisif pour l'émergence du vivant.

2.3 Types de modèles sur l'origine de la vie

Pour certains, la propriété essentielle de la vie est l'automaintien, et le métabolisme aurait précédé la réplication ; pour d'autres, la propriété primordiale est la réplication, apparue avant le métabolisme. Des modèles plus inclusifs proposent une co-évolution des composantes (Fry 2000 ; Gargaud *et al.* 2009).

2.3.1 Le métabolisme d'abord

Plusieurs modèles postulent que, lors de l'origine de la vie, le métabolisme a été mis en place en premier, avant l'apparition de tout système génétique. Historiquement, c'est probablement Leonard Troland le premier à proposer, en 1914, que la première forme de vie était un « catalyseur enzymatique ou organique » (Troland 1914). Mais c'est Alexander I. Oparin, un « chimiste de colloïdes », qui a développé un vrai modèle de l'origine de la vie, conçu comme un système de réactions catalytiques s'autorégulant. La vie serait née dans des mares de surface à partir de coacervats (agrégats de matière organique) dans lesquels des réseaux de réactions catalytiques auraient pu s'établir (Oparin 1924 ; Oparin 1961). Même si on associe souvent Oparin et John B.S. Haldane pour avoir proposé simultanément des modèles semblables sur l'origine de la vie (Haldane 1929), Haldane pensait que l'auto-reproduction était survenue en premier, même si dans un être vivant il y a une interdépendance de la partie génétique et des autres composantes. Le modèle d'Oparin-Haldane et des scénarios apparentés préconisent la formation d'une « soupe prébiotique » riche en composés organiques et à température relative basse (favorisant la stabilité des molécules organiques sur le long terme) à partir de laquelle se forment les premiers organismes vivants dont le métabolisme initial serait hétérotrophe, nourri par des molécules organiques abiotiques. Au fur et à mesure que les composés organiques formés par synthèse abiotique s'épuisent, les voies biochimiques de synthèse se mettent progressivement en place.

Dans la deuxième moitié du XX$^{\text{ème}}$ siècle, la découverte des systèmes hydrothermaux sous-marins et de procaryotes chimiolithoautotrophes (notamment des archées) tirant leur énergie des réactions d'oxydoréduction (faisant intervenir des composés inorganiques) et fixant le CO_2 à des températures avoisinant les 100 °C, a attiré l'attention sur ces systèmes comme potentiels berceaux de la vie. Plusieurs modèles d'origine de la vie postulant qu'un métabolisme chimiolithoautotrophe est apparu en premier, au fond des océans en association avec des sources hydrothermales, ont vu le jour. Ces modèles sont confortés par l'idée que des réactions de Fischer-Tropsch peuvent conduire à la synthèse de la matière organique dans ces conditions et que l'activité hydrothermale était beaucoup plus importante sur la Terre primitive, mais aussi par l'observation que les lignées hyperthermophiles semblaient occuper les branches les plus basales de l'arbre du vivant (cf. Paragraphe 3.2.4). Le modèle de ce type le plus élaboré est celui du monde fer-soufre

proposé par Günter Wächtershäuser (Wächtershäuser 1994). Il propose que d'abord s'établit un réseau autocatalytique métabolique sur des surfaces minérales où des composés à fer et à soufre plus ou moins réduits interagissent, et où du carbone réduit (organique) peut être formé. Ces réseaux de surface à deux dimensions seraient les premiers organismes vivants. L'apparition de la machinerie génétique et des compartiments serait plus tardive. Pour Wächtershäuser, le rôle premier des acides nucléiques est la catalyse de formation de la liaison peptidique ; la réplication et la traduction auraient co-évolué par la suite. Dans la même ligne d'une origine chaude et chimiolithotrophe de la vie, Mike Russell et William Martin ont proposé quelques années plus tard que la vie serait apparue dans des alvéoles de cheminées hydrothermales grâce à l'énergie redox des gradients établis à travers ces cheminées par des fluides alcalins qui rencontrent une eau de mer acide (Martin et Russell 2003 ; Martin *et al.* 2008). Ici, les premiers êtres vivants seraient tridimensionnels : des alvéoles minérales (FeS) agissant comme des micro-réacteurs chimiques (**Figure 10**).

2.3.2 La réplication d'abord

Face aux propositions métabolistes, souvent énoncés par des biochimistes ou des physiciens, pour qui les besoins de transformation de l'énergie et les réseaux réactionnels sont une évidence, la réplication comme fonction primordiale de la vie a souvent été proposé par des généticiens, pour qui les polymères réplicatifs constituent l'objet central d'étude. Ainsi, ce fut Hermann Muller, à qui l'on doit le terme « gène »,

Figure 10 **Hypothèses proposant l'apparition de la vie à haute température et basées sur l'apparition première du métabolisme énergétique.**

Thomas | Lefèvre | Raymond

Biologie évolutive

Une invitation

Ce livre s'adresse aux étudiants de Master, aux chercheurs, à tous ceux qui s'intéressent de près ou de loin à la biologie évolutive. Ce livre est une invitation à découvrir la biologie évolutive aussi bien au travers de l'élégance de sa formulation, l'étendue de ses applications, que par la complexité de ses dérivations. En étudiant les mécanismes mêmes qui conduisent à l'évolution des êtres vivants, la biologie évolutive porte un éclairage vigoureux sur le monde vivant et propose une méthode éprouvée pour le comprendre.

L'œuvre collective et fédératrice

Un des points forts de cet ouvrage est d'offrir un panorama moderne de ce qu'est vraiment la biologie évolutive de ce début du XXI[e] siècle. Evidemment, pour réaliser un tel but, une contribution collective de toute une communauté de chercheurs et d'enseignants était nécessaire. Au total, 36 personnes ont pris en charge la rédaction des chapitres, et en tout 178 personnes y ont contribué. Ce grand nombre de contributeurs est un avantage : les points de vue y sont variés et l'ouvrage gagne en diversité et reflète mieux l'état des connaissances de la communauté scientifique en biologie évolutive. Surtout, ce travail collectif a permis à toute une communauté de créer le support qu'elle souhaitait pour l'enseignement de sa discipline.

Une seconde édition

Cette seconde édition, actualisée et enrichie de nouveaux chapitres, présente un panorama étonnant du monde vivant. Devant la simplicité des mécanismes en jeux, comme la sélection naturelle, on reste perplexe devant l'incompréhension que rencontre généralement la biologie évolutive dans le public. Espérons que cet ouvrage, par les faits qu'il expose et les concepts qu'il présente, contribuera à diffuser une meilleure compréhension rationnelle du monde vivant.

Frédéric Thomas : Directeur de Recherche au CNRS au sein de l'unité mixte CNRS/IRD Maladies Infectieuses et Vecteurs : Ecologie, Génétique, Evolution et Contrôle, basée à Montpellier. Il travaille sur l'application des sciences de l'évolution aux problèmes de santé, en particulier les maladies infectieuses et le cancer.

Thierry Lefèvre : Chargé de Recherche au CNRS et à l'IRD travaillant sur l'écologie et l'évolution des interactions hôtes-parasites au sein de l'unité mixte CNRS/IRD Maladies Infectieuses et Vecteurs : Ecologie, Génétique, Evolution et Contrôle, basée à Montpellier.

Michel Raymond : Directeur de Recherche au CNRS, et dirige une équipe de recherche en Biologie Evolutive humaine au sein de l'Institut des Sciences de l'Evolution, unité mixte CNRS/université de Montpellier/IRD.

- Œuvre collective de plus de178 personnes
- Unique en langue française
- Une grande synthèse sur la Biologie évolutive
- Approches variées de la biologie évolutive









ISBN : 978-2-8073-0296-9



BIOEVOL

http://noto.deboeck.com : la version numérique de votre ouvrage
- 24h/24, 7 jours/7
- Offline ou online, enregistrement synchronisé
- Sur PC et tablette
- Personnalisation et partage

www.deboecksuperieur.com

Conception graphique : Primo&Primo®
illu : © LMeslin